

# **Raumkodierung während glatter Augenfolgebewegungen**

**Dissertation**

Zur Erlangung des Doktorgrades  
der Naturwissenschaften  
(Dr. rer. nat.)

dem Fachbereich Physik  
der Philipps-Universität Marburg  
(Hochschulkennziffer 1180)  
vorgelegt von

**Jan Hülers**  
aus Haselünne

Marburg/Lahn 2013

Vom Fachbereich Physik der Philipps-Universität Marburg  
(Hochschulkennziffer 1180) als Dissertation angenommen am: 05.06.2013

Erstgutachter: Professor Dr. Frank Bremmer

Zweitgutachter: Professor Dr. Karl R. Gegenfurtner

Tag der mündlichen Prüfung: 27.06.2013

# Zusammenfassung

Bei der Interaktion mit unserer Umwelt ist die Wahrnehmung von bewegten Objekten mit besonderen Aufgaben verbunden. Da nur in einem kleinen Bereich des visuellen Feldes Objekte mit höchster Auflösung wahrgenommen werden, stellen bewegte visuelle Ziele eine Herausforderung für die visuelle Wahrnehmung dar. Mit sogenannten glatten Augenfolgebewegungen werden bewegte Objekte im Bereich des schärfsten Sehens gehalten. Bei einem stationären Beobachter bleiben während dieser Augenbewegung die Raumkoordinaten der äußeren Welt relativ zum Beobachter konstant, während sie sich relativ zur Blickrichtung ständig verändern. Aus früheren Studien ist bekannt, dass die Ausführung von glatten Augenfolgebewegungen zu systematischen Verschiebungen bei der Lokalisation kurz präsentierter Reize führt. Kurz eingeblendete, visuelle Ziele werden während glatter Augenfolgebewegungen unter Laborbedingungen in Richtung der glatten Augenfolgebewegung verschoben wahrgenommen. Der Ort, relativ zur Blickrichtung an dem ein kurzer visueller Reiz präsentiert wird, hat ebenfalls einen großen Einfluss auf die Lokalisation. Bei Zielen, die in dem Halbfeld des visuellen Feldes in das sich das Auge bewegt präsentiert werden, zeigen Probanden deutlich größere Lokalisationsfehler als bei Zielen in dem anderen Halbfeld. Frühere Studien zeigten auch, dass die Augenbewegung auf die Lokalisation auditorischer Reize einen geringen Effekt hat. In dieser Dissertation habe ich drei Experimente zur Wahrnehmung und Kodierung des Raumes während glatter Augenfolgebewegungen durchgeführt.

In der ersten Studie dieser Arbeit untersuchte ich, wie die Lokalisation und Integration von auditorischen und visuellen Reizen während glatter Augenfolgebewegungen erfolgt. Während periodischer glatter Augenfolgebewegungen wurden visuelle und auditorische Reize räumlich kongruent präsentiert und die Lokalisation von menschlichen Probanden untersucht. Dabei wurden sowohl unimodal auditorische oder visuelle Reize lokalisiert, als auch bimodale audiovisuelle Reize. Es zeigte sich dabei, dass die Lokalisation audiovisueller Reize während glatter Augenfolgebewegungen nach einer Maximum-Likelihood-Methode aus den unimodalen Antworten sehr gut vorhergesagt werden kann. Dieses Ergebnis bestätigt zum einen, dass während glatter Augenfolgebewegungen keine supramodale Repräsentation des Raumes existiert, weil die Informationen von unterschiedlichen Modalitäten zu deutlich unterschiedlichen Lokalisationsmustern führen. Die zur Verfügung stehenden Informationen von verschiedenen Modalitäten wurden allerdings nach einem einfachen Maximum-Likelihood-Modell optimal integriert.

Physikalische Beschleunigungen werden im Alltag in einer dynamischen Umgebung ständig beobachtet. Es war bekannt, dass das visuelle System für die Diskriminierung unterschiedlicher Beschleunigungen weit weniger sensibel ist als beispielsweise für die Diskriminierung unterschiedlicher Geschwindigkeiten. Es war bislang unklar, ob die Beschleunigung des Auges während glatter Augenfolgebewegungen die Lokalisation beeinflusst. Im zweiten Experiment dieser Dissertation habe ich daher den Einfluss der Beschleunigung des Auges auf die

Lokalisation während glatter Augenfolgebewegungen untersucht. Es zeigten sich hier messbare Einflüsse. Die Lokalisationsfehler während positiver Beschleunigungen waren betragsmäßig deutlich geringer als während negativer (abbremsendes Auge) oder nicht beschleunigter glatter Augenfolgebewegungen. Basierend auf physiologischen Daten vorhergehender Studien kann eine mögliche Erklärung für diesen Effekt darin begründet sein, dass positive Beschleunigung neuronal besser kodiert wird. Visuelle Ziele, die sich auf einen Beobachter hinzubewegen, erscheinen dem Betrachter beschleunigt. Sich nähernde Ziele erfordern im Alltag eher eine Reaktion als Ziele, die sich entfernen (*Kampf oder Flucht*). Ein Beobachter kann von einer besseren Einschätzung des Ortes sich nähernder visueller Objekte also profitieren.

Psychophysikalische Studien haben kürzlich gezeigt, dass während glatter Augenfolgebewegung isoluminante, chromatische Reize besser detektiert und diskriminiert werden können als während Fixation. In der dritten Studie dieser Arbeit wurde die Raum- und Farbkodierung während glatter Augenfolgebewegungen im Areal V4 des Rhesusaffens untersucht. Diese Experimentserie hatte zwei Ziele. Erstens sollte untersucht werden ob ein neuronales Korrelat für den Befund der verbesserten Kodierung chromatischer Reize gefunden werden kann. Die zweite Fragestellung betrifft die Raumkodierung und sollte überprüfen, ob sich die Lage der rezeptiven Felder während glatter Augenfolgebewegungen im Vergleich zur Fixation verschiebt. Dem Affen wurden während glatter Augenfolgebewegungen oder Fixation mit jeder Bildwiederholung an einer zufälligen Position im Raum isoluminante, chromatische Reize gezeigt. Die unterschiedlichen Fragestellungen in diesem Experiment führten zu zwei Ergebnissen. (i) Die neuronalen Antworten auf isoluminante, chromatische Reize waren während glatter Augenfolgebewegungen in der Populationsanalyse im Vergleich zur Fixation tatsächlich deutlich stärker. Diese Daten zeigen erstmals ein neuronales Korrelat für die psychophysikalischen Befunde einer erhöhten Sensitivität für chromatische Reize.

(ii) Die Lage der rezeptiven Felder verändert sich während glatter Augenfolgebewegungen im Vergleich zur Fixation nicht signifikant im Areal V4. Ein ähnliches Ergebnis wurde bereits in einer früheren Studie im visuellen Areal MT gezeigt. Daraus lässt sich der Schluss ziehen, dass die Fehlwahrnehmungen, die während psychophysikalischen Lokalisationsexperimenten zu beobachten sind, vermutlich nicht auf eine veränderte oder verschobene Lage der rezeptiven Felder in visuellen Arealen zurückzuführen sind. Der Ursprung der Fehlwahrnehmungen bleibt damit weiter unklar. Basierend auf Studien zur Fehlwahrnehmungen während Sakkaden und Raumkodierung relativ zur Aufmerksamkeit, erscheint es zunehmend wahrscheinlicher, dass die Lokalisationsergebnisse während glatter Augenfolgebewegungen auf eine fehlerbehaftete Kodierung der Augenposition und räumlich inhomogene Aufmerksamkeitseffekte zurückgeführt werden können.

Zusammenfassend zeigen die Ergebnisse dieser Dissertation, dass viele externe Faktoren, wie die Beschleunigung eines visuellen Ziels oder auditorische Reize die Raumwahrnehmung während glatter Augenfolgebewegungen modulieren können. Zusätzlich können interne Signale, die verantwortlich sind für die Kontrolle und Aufrechterhaltung glatter Augenfolgebewegungen, die Kodierung und Wahrnehmung von Farbe oder kurz präsentierten Objekten verändern.



# Summary

During interaction with our environment, the perception of moving objects is a challenging task for our senses. Due to the fact that we can perceive objects with the highest resolution only in a small area of the retina, i.e. the fovea, moving objects are especially demanding for visual perception. Using so called smooth pursuit eye movements the oculomotor system keeps moving objects in the fovea. The position of stationary objects is constant in world coordinates, while it changes in retinal coordinates due to such eye movements. It is well known from the literature that smooth pursuit eye movements induce systematic errors in the spatial perception of briefly flashed targets. Under laboratory conditions, briefly presented visual targets are misperceived in the direction of the eye movement. Furthermore, the spatial position of these targets also has a strong impact on the localization performance. Subjects show larger localization errors for targets that are presented in the hemifield in which the eyes are moving, compared to targets presented in the opposite hemifield. Earlier studies also showed that smooth pursuit eye movements have little effect on the localization of auditory targets. In this thesis I have performed three experiments on the perception and coding of space during smooth pursuit eye movements.

In the first study I examined the localization and integration of auditory and visual targets during smooth pursuit eye movements. During periodic smooth pursuit eye movements I presented brief visual and auditory targets. These targets were presented as unimodal, visual or auditory, stimuli as well as congruent bimodal audiovisual stimuli. I could show in this experiment that the localization of bimodal audiovisual targets could very well be predicted by a maximum-likelihood model of the unimodal auditory and visual localization responses. This result confirms that there is no supramodal representation of space during smooth pursuit eye movements. Spatial information processed by different sensory modalities leads to distinct localization patterns. The information provided by different modalities is however integrated in an optimal manner by a maximum-likelihood-model.

Every day we observe moving targets in our environment, some of them move at constant speed, others are accelerated or decelerated. It is well known that the visual system is far less able to discriminate between different accelerations than it is for different velocities. So far the question if and how acceleration affects the localization during smooth pursuit was unanswered. In the second study of this thesis I analyzed the impact of acceleration on the localization of briefly flashed visual targets. The absolute value of the localization error vectors were significantly smaller while the eyes were accelerating as compared to conditions in which the eyes were decelerating or in which the velocity of the eyes was constant. This effect could be due to the fact that the neuronal coding of acceleration is improved compared to the coding of deceleration. From the observers point of view, approaching visual targets seem to be accelerated. Targets that are moving towards an observer are more likely to provoke a behavioral response than targets that are moving away (*fight or flight*). Thus, an observer might

## Summary

benefit from a better judgment of an approaching visual target.

Recent psychophysical studies showed that detection thresholds for isoluminant, chromatic stimuli were reduced and the discrimination rate was improved during smooth pursuit eye movements in comparison to a condition in which these stimuli were presented during fixation. In the third study of my thesis I analyzed spatial and color coding in area V4 of the rhesus macaque monkey brain during smooth pursuit eye movements. This experiment had two main goals. First, I intended to investigate if the neuronal responses in area V4 would provide a neuronal correlate of the psychophysical data of improved processing of chromatic stimuli during smooth pursuit eye movements. The second aim was to compare the position of the receptive fields during fixation and smooth pursuit eye movements. I presented isoluminant, chromatic, vertical bars to the monkey while the monkey was maintaining a fixation or performed smooth pursuit eye movements. I found that the neuronal responses during smooth pursuit eye movements to isoluminant, chromatic stimuli were clearly stronger in the population analysis as compared to neuronal responses during fixation. Accordingly, these data represent a potential neuronal correlate for the improved sensitivity for chromatic stimuli that has been described psychophysically.

The position of the receptive fields didn't change significantly during smooth pursuit eye movements as compared to fixation. It can be deduced from this result that the mislocalization effects observed in psychophysical experiments during smooth pursuit eye movements are not due to a change or shift in the position of the receptive fields in area V4. The neuronal origin of this mislocalization effects remains unclear. Based on previous studies on mislocalization during saccades as well as spatial coding relative to the focus of attention it seems to become increasingly probable that the localization results during smooth pursuit eye movements might be based on erroneous decoding of eye position signals combined with an inhomogeneous distribution of attention across the visual field.

Taken together the results of my thesis show that many external factors like acceleration of a visual target or auditory inputs can change the way we perceive space. In addition, internal signals responsible for controlling and maintaining smooth pursuit eye movements can change the way we perceive color or the position of briefly shown objects during smooth pursuit eye movements.

# Inhaltsverzeichnis

<b>Zusammenfassung</b>	<b>i</b>
<b>Summary</b>	<b>iii</b>
<b>Abkürzungsverzeichnis</b>	<b>vii</b>
<b>1 Einleitung</b>	<b>1</b>
1.1 Allgemeine Einleitung . . . . .	1
1.1.1 Das visuelle System . . . . .	2
1.1.2 Augenbewegungen . . . . .	6
1.1.3 Auditorische Lokalisation in der Horizontalen . . . . .	9
1.2 Experiment A - Einleitung und Motivation des Experiments . . . . .	10
1.2.1 Multimodale Integration während glatter Augenfolgebewegungen . .	10
1.3 Experiment B - Einleitung und Motivation des Experiments . . . . .	13
1.3.1 Beschleunigung während glatter Augenfolgebewegungen . . . . .	13
1.4 Experiment C - Einleitung und Motivation des Experiments . . . . .	15
1.4.1 Eigenschaften der rezeptiven Felder während glatter Augenfolgebewegungen und Fixation . . . . .	15
1.4.2 Kodierung chromatischer, isoluminanter Stimuli während glatter Augenfolgebewegungen . . . . .	17
<b>2 Methoden</b>	<b>19</b>
2.1 Methoden A - Ein Pendel als Reizquelle . . . . .	19
2.1.1 Versuchspersonen . . . . .	19
2.1.2 Versuchsaufbau A . . . . .	19
2.1.3 Datenanalyse im Experiment A . . . . .	21
2.2 Methoden B - Beschleunigung während glatter Augenfolgebewegungen . . .	25
2.2.1 Versuchsaufbau B . . . . .	25
2.2.2 Datenanalyse im Experiment B . . . . .	28
2.3 Methoden C - Extrazelluläre Einzelzellableitung im Areal V4 . . . . .	32
2.3.1 Versuchsaufbau C . . . . .	32
2.3.2 Datenanalyse im Experiment C . . . . .	33
<b>3 Ergebnisse</b>	<b>41</b>
3.1 Ergebnisse des Experiments A . . . . .	41
3.1.1 Bimodale Integration während SPEM . . . . .	41
3.1.2 Betrachtung der Lokalisation . . . . .	42

3.2	Ergebnisse des Experiments B . . . . .	48
3.2.1	Einfluss der Augenbeschleunigung auf die Fehlwahrnehmung . . . . .	48
3.2.2	Betrachtung der okulomotorischen Leistung der Probanden . . . . .	50
3.2.3	Einfluss der Exzentrizität des Lokalisationreizes auf die Lokalisation . . . . .	52
3.2.4	Einfluss der Augengeschwindigkeit auf die Lokalisation . . . . .	58
3.3	Ergebnisse des Experiments C . . . . .	61
3.3.1	Räumliche und zeitliche Eigenschaften der rezeptiven Felder . . . . .	61
3.3.2	Antworten auf Reize mit unterschiedlichen chromatischen Spektren . . . . .	68
<b>4</b>	<b>Diskussion</b>	<b>73</b>
4.1	Diskussion Experiment A . . . . .	73
4.1.1	Unimodale Lokalisation während periodischer glatter Augenfolgebewegungen . . . . .	73
4.1.2	Bimodale Integration während periodischer glatter Augenfolgebewegungen . . . . .	74
4.2	Diskussion Experiment B . . . . .	76
4.2.1	Einfluss der Augenbeschleunigung . . . . .	77
4.2.2	Einfluss der Augengeschwindigkeit auf die Fehlwahrnehmung . . . . .	78
4.2.3	Effektstärke . . . . .	79
4.2.4	Effekte während der “Bouncing-Bedingungen” . . . . .	79
4.2.5	Effekte während Fixation . . . . .	80
4.2.6	Zusammenfassung . . . . .	80
4.3	Diskussion Experiment C . . . . .	81
4.3.1	Eigenschaften der rezeptiven Felder . . . . .	81
4.3.2	Chromatische Eigenschaften während SPEM und Fixation . . . . .	83
<b>5</b>	<b>Zusammenfassende Diskussion und Ausblick</b>	<b>87</b>
	<b>Anhang</b>	<b>91</b>

# Abkürzungsverzeichnis

<b>CGL</b>	Corpus Geniculatum Laterale
<b>FEF</b>	Frontales Augenfeld - engl. <i>Frontal Eye Field</i>
<b>FPA</b>	engl. <i>Frontal Pursuit Area</i>
<b>ILD</b>	Pegeldifferenz - engl. <i>Interaural Level Difference</i>
<b>IT</b>	Inferior Temporaler Cortex
<b>ITD</b>	Laufzeitdifferenz - engl. <i>Interaural Time Difference</i>
<b>LIP</b>	Laterales Intraparietales Areal
<b>M</b>	Magnozellulär
<b>MPH</b>	Modalitätspräzisionshypothese
<b>MST</b>	Medialer Superiorer Temporaler Cortex
<b>MSTd</b>	Dorsales Gebiet des Medialen Superioren Temporalen Cortex
<b>MSTl</b>	Laterales Gebiet des Medialen Superioren Temporalen Cortex
<b>MT</b>	Mittlerer Temporaler Cortex
<b>OKN</b>	Optokinetischer Nystagmus
<b>P</b>	Parvozellulär
<b>PON</b>	Griseum Pontis
<b>RF</b>	Rezeptives Feld
<b>SC</b>	Colliculus Superior
<b>SEF</b>	Supplementäres Augenfeld - engl. <i>Supplementary Eye Field</i>
<b>SPEM</b>	Glatte Augenfolgebewegung - engl. <i>Smooth Pursuit Eye Movement</i>
<b>SUA</b>	Einzelzellaktivität - engl. <i>Single Unit Activity</i>
<b>V1</b>	Primärer Visueller Cortex

## *Abkürzungsverzeichnis*

<b>V2</b>	Sekundärer Visueller Cortex
<b>V3</b>	Tertiärer Visueller Cortex
<b>V4</b>	Quartärer Visueller Cortex
<b>VIP</b>	Ventraler Intraparietaler Cortex
<b>VOR</b>	Vestibulo-okulärer Reflex

# 1 Einleitung

## 1.1 Allgemeine Einleitung

Visuelle Wahrnehmung ist für Menschen, Primaten und viele andere Lebewesen der dominierende Sinn für die Orientierung im Raum und Voraussetzung für Interaktionen mit der Umwelt. Ein zentraler Aspekt der Wahrnehmung des Menschen ist, dass der Bereich des schärfsten Sehens sich auf einen kleinen Bereich der Retina beschränkt. Diese sogenannte Fovea macht weniger als 1 % der Fläche der Retina aus, gleichzeitig wird die Fovea von ca. 50 % des visuellen Kortexes repräsentiert. Objekte, die sich außerhalb der Fovea befinden, können nicht in hoher Auflösung wahrgenommen werden. Als Konsequenz daraus sind unsere Augen ständig in Bewegung und nehmen pro Zeiteinheit nur einen kleinen Teil des visuellen Feldes in hoher Auflösung wahr. Bewegte Objekte, wie beispielsweise ein fliegender Vogel, stellen das visuelle System vor besondere Herausforderungen. Um einen Vogel mit den Augen verfolgen zu können, müssen wir die Geschwindigkeit des Vogels zu allen Zeitpunkten so akkurat wie möglich einschätzen. Ein bewegtes Objekt mit den Augen zu verfolgen heißt, eine sogenannte glatte Augenfolgebewegung zu vollziehen. Der Flug des Vogels lässt sich so mit hoher Genauigkeit verfolgen und die Abbildung des Vogels wird dabei in der Fovea gehalten. Der starre Hintergrund der visuellen Szenerie verschiebt sich relativ zum bewegten Objekt während dieser Augenbewegungen auf der Retina und lässt sich nicht mehr klar erkennen. Trotzdem erscheint uns die Wahrnehmung der äußeren Welt als stabil. Diese stabile Repräsentation der Umwelt ist Voraussetzung dafür, dass wir Ereignisse einer Position im Raum zuschreiben können. Während der Flug des Vogels mit einer glatten Augenfolgebewegung verfolgt wird, kann beispielsweise ein zu Boden fallendes Objekt ein Geräusch verursachen. Um dieses Objekt im Anschluss visuell zu lokalisieren, muss die Position dieses einmaligen akustischen Ereignisses möglichst gut geschätzt werden. Um dies zu erreichen müssen die Informationen verschiedener Sinne (auditorisch und visuell) möglichst gut integriert werden. Im ersten von drei Experimenten dieser Dissertation habe ich die Integration kurzer audiovisueller Reize während glatter Augenfolgebewegungen untersucht.

Der Vogel in dem oben genannten Beispiel wird im Flug gelegentlich die Richtung ändern, schneller werden oder langsamer fliegen. Jede Richtungs- oder Geschwindigkeitsänderung des Vogels stellt physikalisch eine Beschleunigung dar. Trotz dieser häufigen, unprädiktiven Beschleunigungen lässt sich der Vogelflug gut mit den Augen verfolgen. In solchen Phasen beschleunigter glatter Augenfolgebewegungen ändern sich Parameter wie die Winkelgeschwindigkeit und die Bewegungsrichtung des Auges, die die Lokalisation von nur kurz sichtbaren Reizen beeinflussen können. In einem zweiten Experiment habe ich die Lokalisation von kurz eingeblendeten Zielen während glatter Augenfolgebewegungen untersucht.

Wahrnehmung ist immer das Resultat einer neuronalen Kodierung der Signale, die das

Gehirn von den Sinnesorganen erhält. Frühere Studien haben gezeigt, dass während glatter Augenfolgebewegungen die Raumwahrnehmung und die Wahrnehmung isoluminanter Reize durch die Augenbewegung moduliert wird. In einem dritten Experiment habe ich extrazelluläre Signale aus dem Kortex (Areal V4) eines Rhesusaffen abgeleitet und dabei zwei Fragen untersucht: (i) Findet während der glatten Augenfolgebewegung eine Änderung der Raumkodierung im Kortex (V4) statt, die die beobachteten Fehlwahrnehmungen erklärt? (ii) Modulieren glatte Augenfolgebewegungen die Kodierung von isoluminanten, chromatischen Reizen?

### 1.1.1 Das visuelle System

Visuelle Wahrnehmung basiert auf der Tatsache, dass das Licht einer Quelle von Objekten reflektiert wird und diese Lichtreize vom visuellen System verarbeitet werden. Sichtbares Licht ist elektromagnetische Strahlung in einem Wellenlängenbereich von ca. 380 nm - 780 nm. Damit der visuelle Apparat dieses verarbeiten kann, muss das Licht der Reihenfolge nach die Hornhaut, die Pupille und anschließend die Linse passieren. Das daraus entstandene Bild wird dann invertiert auf die Retina projiziert. In der Retina werden die Photonen von Photorezeptoren absorbiert (Kandel et al., 2000). Es gibt zwei Arten von Photorezeptoren Stäbchen und Zapfen. Diese sind für visuelle Wahrnehmung bei unterschiedlichen Lichtverhältnissen verantwortlich. Es wird hier zwischen drei Bereichen unterschieden. Stäbchen sind bei geringen Lichtverhältnissen von  $10^{-6} \text{ Cd/m}^2$  bis ca.  $3 \text{ Cd/m}^2$  aktiv (Stockman und Sharpe, 2006). Diese Bereiche beinhalten das skotopische oder auch Nachtsehen ( $10^{-6} \text{ Cd/m}^2 - 10^{-2} \text{ Cd/m}^2$ ), in dem die Lichtverhältnisse nicht ausreichen um Zapfen anzuregen und die visuelle Wahrnehmung ausschließlich auf die Stäbchen beschränkt ist. Im mesoptischen Bereich bei Lichtverhältnissen von ca.  $10^{-2} \text{ Cd/m}^2$  bis ca.  $3 \text{ Cd/m}^2$  basiert die visuelle Wahrnehmung sowohl auf den Signalen der Stäbchen, als auch der Zapfen (Stockman und Sharpe, 2006). Im Luminanzbereich  $> 3 \text{ Cd/m}^2$  sind nur noch Zapfen an der Bildung visueller Eindrücke beteiligt.

Da in der Fovea keine Stäbchen vorhanden sind, ist visuelle Wahrnehmung mit der höchsten Auflösung nur bei ausreichenden Lichtverhältnissen möglich und basiert auf den Signalen von Zapfen. Unterschiedliche Zapfentypen sind selektiv für unterschiedliche Bereiche des sichtbaren Lichts. Aus den Differenzen der Signale unterschiedlicher Arten von Zapfen lassen sich Farbinformationen extrahieren (s. Kapitel Farbwahrnehmung). Über chemische Prozesse leiten die Photorezeptoren Signale an die bipolaren Zellen weiter, welche ihrerseits weiter an die retinalen Ganglienzellen projizieren. Horizontale und amakrine Zellen modulieren die laterale Verarbeitung in der Retina, was zu einer Vorverarbeitung der visuellen Information führt. Am Ende der retinalen Verarbeitung stehen die Ganglienzellen. Ungefähr 90 % der Ganglienzellen haben vergleichsweise kleine (parvo) dendritische Bäume und werden daher parvozelluläre (P) Ganglienzellen genannt (Dacey und Petersen, 1992). Weitere ca. 5 % der Ganglienzellen haben größere (magno) dendritische Bäume und werden magnozelluläre (M) Ganglienzellen genannt. Die restlichen 5 % der Ganglienzellen bestehen aus verschiedenen Typen von Ganglienzellen. Diese sind z. T. an der Bildung von Farbeindrücken beteiligt (s. unten), geben Input für den circadianen Rhythmus oder sind für Reflexhandlungen verantwortlich (Kandel et al., 2000). M-Ganglienzellen unterscheiden sich in ihren Antwortcharakteristika von den P-Ganglienzellen. P-Zellen empfangen Signale von wenigen Photorezeptoren, in der Fovea steht die Verschaltung von P-Zellen und Photorezeptoren in einem Verhältnis von 1:1. Dieses



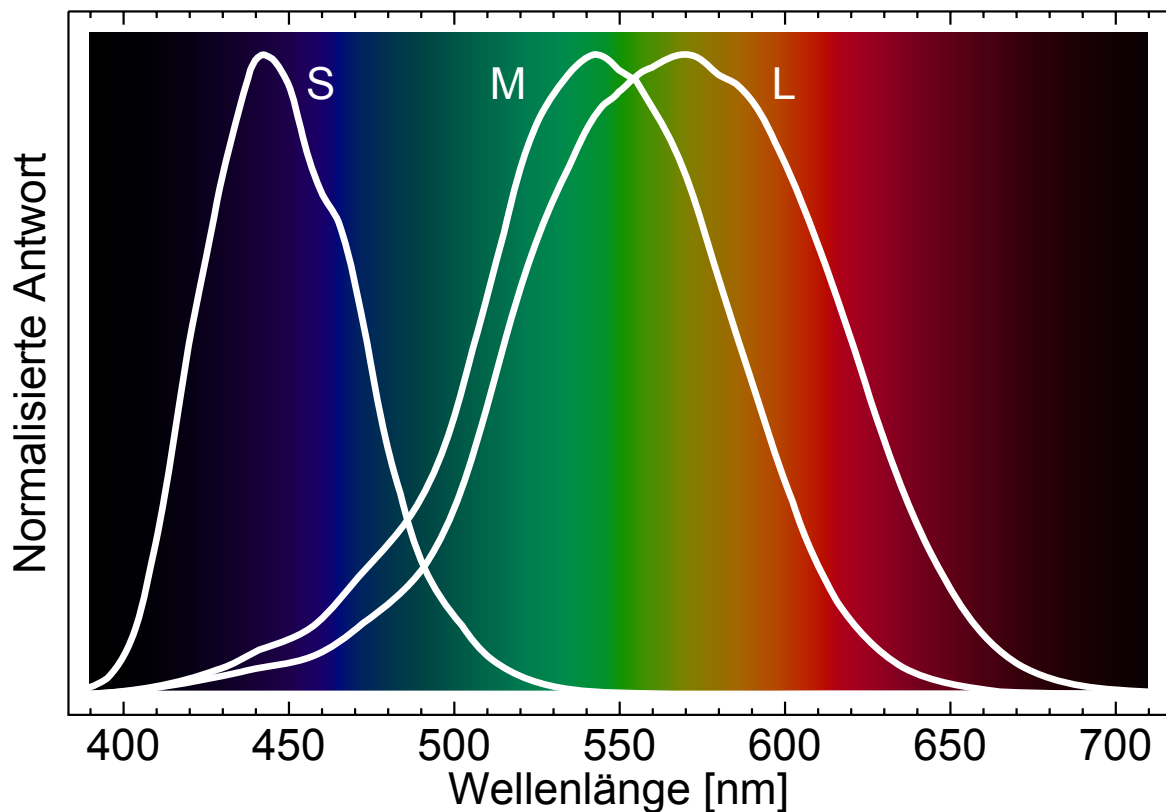
Verhältnis nimmt in der Peripherie immer weiter ab. Sie kodieren Reize mit höheren Raumfrequenzen ( $>3/^\circ$ ) als magnozelluläre Ganglienzellen und chromatische Reize (s. unten). M-Zellen erhalten Inputs von deutlich mehr Photorezeptoren, auch hier nimmt die Anzahl der Photorezeptoren von denen eine Ganglienzelle Signale erhält mit der Entfernung von der Fovea zu. M-Zellen kodieren hauptsächlich Luminanzkontraste und können keine chromatischen Kontraste kodieren (Benardete und Kaplan, 1999).

Über den Sehnerv werden die Signale der Ganglienzellen weitergeleitet. Sehnerven von beiden Augen treffen sich im Chiasma Opticum. In dieser X-förmigen Struktur kreuzen sich Teile der beiden Sehnerven. Nervenfasern der nasalen, retinalen Hemisphäre werden verbunden mit den temporalen Nervenfasern der gegenüberliegenden Seite. Auf diese Weise werden die Informationen, die einem retinalen visuellem Halbfeld zugeordnet werden, gemeinsam in die visuellen Areale des Gehirns weiterprojiziert (Kandel et al., 2000).

### Farbwahrnehmung

Die Wahrnehmung von Farben ist von jeher von großer Faszination. Ausgehend von der Farbenlehre von Newton (1704) wurde von Physikern im 19. Jahrhundert die Theorie der trichromatischen, physiologischen Prozesse der Farbwahrnehmung erarbeitet (Young, 1802; Helmholtz, 1852; Maxwell, 1855). Für die Wahrnehmung von Farbe gibt es in der Retina drei verschiedene Formen von Zapfen, die das Licht unterschiedlicher Wellenlängen innerhalb des sichtbaren Spektrums absorbieren (Wyszecki und Stiles, 1982; Stockman und Sharpe, 2000). S-Zapfen, die Wellenlängen im kurzwelligen Bereich von (400-500) nm absorbieren, haben ihr Absorptionsmaximum bei ca. 430 nm. M-Zapfen selektiv für mittlere Wellenlängen (450-630) nm haben das Maximum ihres Absorptionsspektrums bei ca. 545 nm. Langwelliges Licht (500-700) nm wird von L-Zapfen absorbiert, deren Absorptionsmaximum bei ca. 570 nm liegt. Abbildung 1.1 zeigt die normalisierten Absorptionsspektren der Zapfen des Menschen. Von den Ganglienzellen in der Retina aus werden die Informationen in drei Kanälen Richtung des Corpus geniculatum laterale (CGL) weiterverarbeitet (Derrington et al., 1984). In zwei Farbopponenz-Kanälen werden chromatische Informationen kodiert. Im (L-M)-Kanal werden die Information der L-Zapfen von denen der M-Zapfen subtrahiert. In diesem Farbkanal werden Rot-Grün Anteile des Lichtes kodiert. Im zweiten Farbopponenz-Kanal werden Signale der kurzwelligen S-Zapfen von den kombinierten M- und L-Zapfen subtrahiert  $S - (L + M)$ . Hier werden blau-gelbe Farbinformationen verarbeitet. Im dritten Kanal werden die Signale der L- und M-Zapfen addiert. Dieser Pfad übermittelt Luminanzinformationen. Abbildung 1.2 zeigt eine schematische Darstellung der Gegenfarbkanäle der retinalen Ganglienzellen. Die Informationen dieser drei Kanäle werden unabhängig voneinander in unterschiedliche Schichten des CGL projiziert. Die magnozellulären Schichten erhalten Afferenzen des Luminanzkanals (L+M). Die Signale des (L-M)-Kanals werden in die parvozellulären Schichten projiziert, während die koniozellulären Schichten Afferenzen des blau-gelben (S-(L+M))-Kanals erhalten (Krauskopf et al., 1982). Aus diesen drei Farbkanälen lässt sich der Farbraum von Derrington et al. (1984) extrahieren, der auf der Physiologie der Zellen des CGL basiert. Vom CGL aus werden die Signale in selektive Schichten des primären visuellen Kortex projiziert. Im visuellen Kortex ist die Wahrnehmung von Farbe nicht mehr so klar und eindeutig wie die Verarbeitung über die Farbopponenz-Kanäle von der Retina in das CGL (s. das Review von

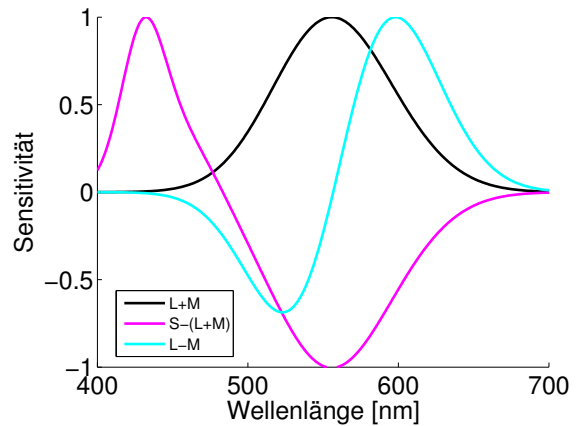
Gegenfurtner und Kiper (2003)). In V1 kodieren Bereiche, die “Blobs” genannt werden, die chromatischen Informationen (Livingstone und Hubel, 1984). Die dünnen Streifen in V2 erhalten Afferenzen aus V1 und kodieren hier Farbkontraste (Tootell und Hamilton, 1989). Das Areal V4 erhält unter anderem chromatische Signale aus den dünnen Streifen des Areals V2 (Zeki und Shipp, 1989), sowie direkte Projektionen aus V1 (Zeki, 1969). Das Areal V4 wurde ursprünglich als das Areal angesehen, welches hauptsächlich die Farbe von Objekten kodiert, weil viele Neurone eine Farbselektivität gezeigt haben (Zeki, 1983a,b). Die Exklusivität von V4 als farbselektives Areal konnte nicht bestätigt werden. Neben der Farbwahrnehmung werden in V4 Aufmerksamkeit, Form und Objektinformationen verarbeitet. Roe et al. (2012) fassen die Funktionen von V4 in einem aktuellem Review zusammen. Als Farbkonstanz bezeichnet man die Fähigkeit, die Farbe von Objekten bei unterschiedlichen Lichtverhältnissen und daraus resultierend unterschiedlichen Farbspektren als konstant wahrzunehmen. Walsh et al. (1993) konnten zeigen, dass Läsionen in V4 die Farbkonstanz aufheben, die Fähigkeit, Farben zu unterscheiden, blieb dagegen erhalten.



**Abbildung 1.1:** Absorptionsspektren der Zapfen. Die Abbildung wurde modifiziert nach Wikimedia Commons<sup>1</sup>.

<sup>1</sup><https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/0/04/Cone-fundamentals-with-srgb-spectrum.svg>

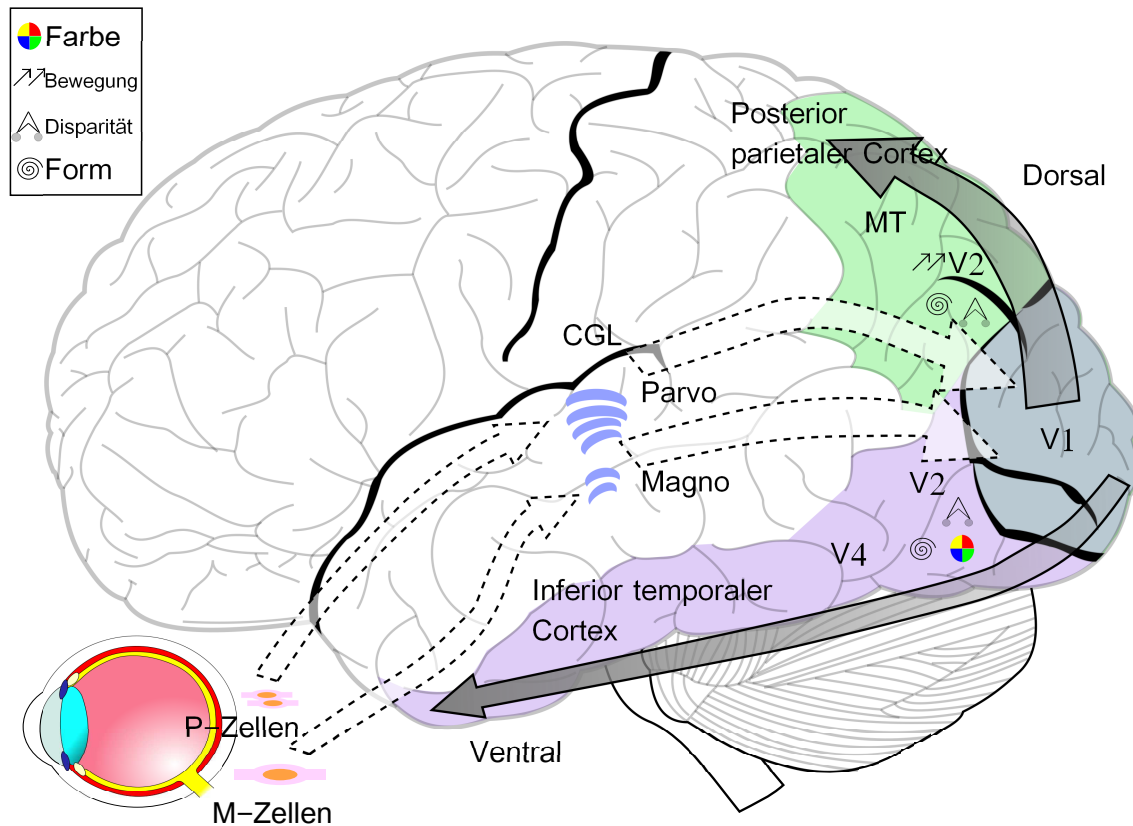
**Abbildung 1.2:** Schematische Darstellung der drei Gegenfarbkanäle der retinalen Ganglienzellen. Der L+M-Kanal kodiert Luminanzinformationen. Rot-Grün-Opponenz wird im L-M-Pfad kodiert. Blau-gelbe Informationen werden im S-(L+M)-Kanal verarbeitet.



In höheren Ebenen des ventralen Pfads führen Läsionen im inferotemporalen Kortex (IT) zum Analogon der zerebralen Achromatopsie beim Menschen (Heywood et al., 1995). Diese Läsionsexperimente hatten allerdings weitere schwere Einbußen bei der Objektwahrnehmung und Aufmerksamkeit zur Folge. Es lässt sich aus diesen Studien kein ausschließlich für die Kodierung von Farben bestimmtes Areal bestimmen. Gegenfurtner und Kiper (2003) halten Farbwahrnehmung für das Resultat der neuronalen Aktivität eines Netzwerks von farbselektiven Arealen.

### Die Zwei-Pfade-Hypothese

Der Großteil retinaler Signale wird von den Ganglienzellen in das CGL im Thalamus weitergeleitet. Ein Teil der retinalen Projektionen wird in andere Hirnareale projiziert. Der Superior Colliculus erhält ca. 10 % dieser Signale (Perry und Cowey, 1984). Vom CGL werden die Signale in den primären visuellen Kortex (V1) weitergeleitet. Hier endet die strikte Trennung des P- und M-Pfads. Mishkin und Ungerleider (1982) stellten die These auf, dass visuelle Informationen in zwei getrennten Pfaden verarbeitet werden. Obwohl es auf verschiedenen Ebenen der neuronalen Verarbeitung in beiden Pfaden parallele Verschaltungen und Feedbackprojektionen gibt (Felleman und Van Essen, 1991), ist die Theorie der visuellen Verarbeitung in zwei Pfaden heute weitgehend akzeptiert. Im dorsalen Pfad, der hauptsächlich Projektionen vom M-Pfad erhält, werden handlungsrelevante, räumliche Informationen und Bewegungsinformationen verarbeitet. Aus dem primären visuellen Kortex (V1) werden die Signale des M-Pfads weiterprojiziert in die dicken Streifenschichten von V2. Von hier aus gehen Efferenzen in die höheren Areale des dorsalen Pfades. In den höheren Arealen (MST, VIP, LIP) werden Eigenbewegungen kodiert und supramodale Informationen integriert (Bremmer et al., 1997a,c, 2002; Schlack et al., 2005; Gu et al., 2008). Projektionen des M- und P-Pfades des CGL werden aus V1 in den ventralen Pfad weiterprojiziert. Der ventrale Pfad wird an späterer Stelle detailliert vorgestellt. In Kürze: Im ventralen Pfad werden Objektinformationen, Farbwahrnehmung und Formwahrnehmungen verarbeitet. Die Signale aus V1 und den dünnen Streifenschichten aus V2, sowie den Bereichen zwischen den Streifen in V2 werden über V4 in den inferioren temporalen Gyrus (IT) weiterprojiziert. Die Komplexität der neuronalen Antworten nimmt mit jeder Hierarchieebene zu (Orban, 2008). Abbildung 1.3 zeigt die beiden Pfade in einer vereinfachten Darstellung.



**Abbildung 1.3:** Vereinfachte Darstellung des dorsalen und ventralen Pfades. Die gestrichelten Pfeile deuten die Projektionen von der Retina ins CGL und vom CGL in den primären visuellen Kortex an. Durchgezogene Pfeile illustrieren den dorsalen und ventralen Pfad im Kortex. Die Abbildung wurde modifiziert nach Wikimedia Commons<sup>2</sup>. Die Dimensionen der abgebildeten Hirnareale sind nicht Maßstabsgetreu. Abkürzungen siehe Glossar.

## 1.1.2 Augenbewegungen

### Sakkaden

Durch die starke Beschränkung hochauflösender visueller Wahrnehmung auf die Fovea müssen für eine Wahrnehmung der Umwelt visuelle Ziele ständig neu in die Fovea gebracht werden. Im Schnitt machen wir ca. dreimal pro Sekunde sogenannte "Sakkaden". Dies sind schnelle Augenbewegungen, die visuelle Ziele möglichst schnell in die Fovea bringen. Sakkaden haben eine Latenz von ca. 160 ms - 220 ms. Die Bewegung dauert ca. 40 ms - 60 ms und erreicht dabei durchschnittlich eine Maximalgeschwindigkeit von 400-600 °/s. Sie kann aber im Extremfall auch bis zu 1000 °/s betragen (Carpenter, 1988). Diese Parameter hängen stark von der Amplitude ab. Die Maximalgeschwindigkeit steigt ebenso wie die Dauer einer

<sup>2</sup>[https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/f/fb/Ventral-dorsal\\_streams.svg](https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/f/fb/Ventral-dorsal_streams.svg)

Sakkade proportional zu ihrer Amplitude. Während glatter Augenfolgebewegungen treten gelegentlich Sakkaden auf. Falls das visuelle Ziel sich nicht mehr in der Fovea befindet, wird es mit einer Sakkade neu fovealisiert (engl. *catch-up saccade*). In einem Zeitfenster von ca.  $\pm 100\text{ ms}$  um die Sakkade herum treten verschiedene systematische Fehlwahrnehmungen auf. Honda (1991) zeigte, dass während Sakkaden die Lokalisation von visuellen Zielen durch die Sakkade moduliert wird. Die Wahrnehmung von Luminanzkontrasten mit niedriger Raumfrequenz wird unterdrückt (Burr et al., 1994). Es findet auch eine Kompression des Raumes statt (Ross et al., 1997). Die Zeitwahrnehmung wird ebenfalls durch eine Sakkade verändert (Yarrow et al., 2001). Bei der Analyse der Wahrnehmung glatter Augenfolgebewegungen ist es wichtig, diese Fehlwahrnehmungen zu kennen und Sakkaden zu vermeiden, damit nicht durch Sakkaden die Ergebnisse verfälscht werden.

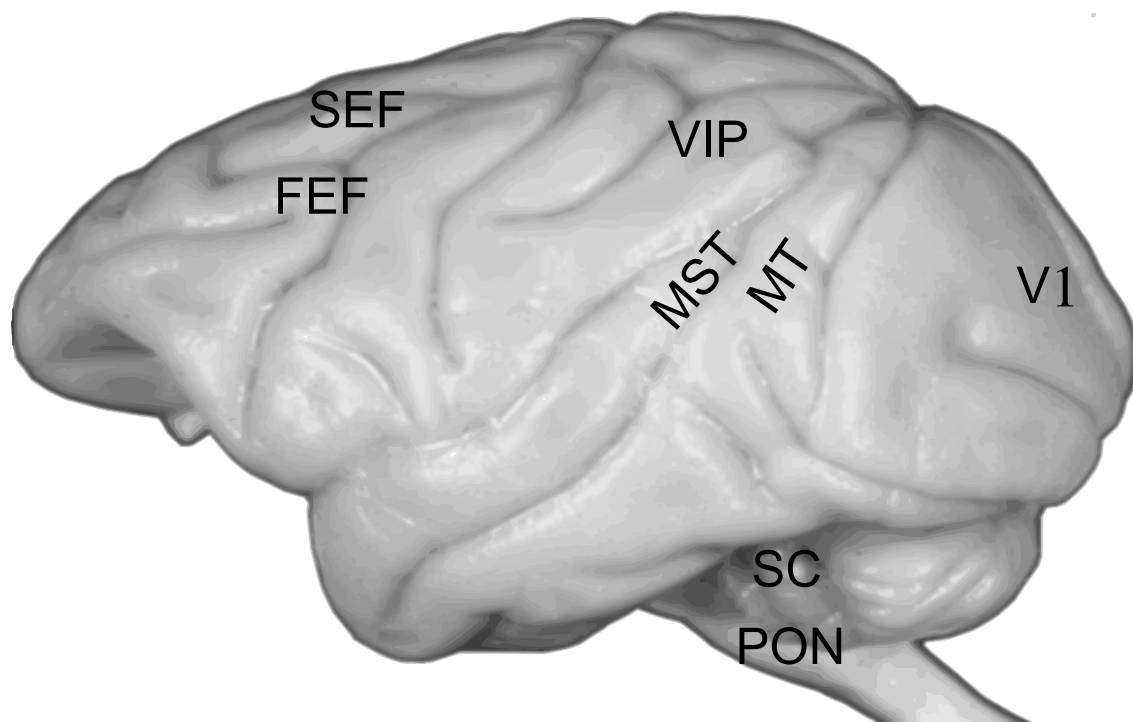
### Glatte Augenfolgebewegungen

Mit glatten Augenfolgebewegungen (engl. *Smooth Pursuit Eye Movements* - *SPEM*) werden bewegte Ziele in der Fovea gehalten. Die Augen folgen dabei einem visuellen Ziel (aktuelles Review siehe Lisberger (2010)). Man unterscheidet dabei zwei Phasen. In der ersten Phase, der offenen Schleife (engl. *open loop*) steigt die Geschwindigkeit in einem Regelprozess ohne Rückmeldung und nähert sich der Geschwindigkeit der SPEM-Ziels an. Diese Phase hat mit ca. 100 ms eine deutlich niedrigere Latenz als Sakkaden (Carpenter, 1988). In dieser Phase treten in der Regel Initialsakkaden auf, um das bewegte Ziel zu fovealisieren. Da SPEM eine geringere Latenz als Sakkaden ( $\approx 200\text{ ms}$ ) aufweisen, beginnt die glatte Augenfolgebewegung bereits, bevor sich das Ziel in der Fovea befindet. Die zweite Phase von glatten Augenfolgebewegungen ist ein Regelkreis. Die Geschwindigkeit des bewegten SPEM-Ziels ist der Sollwert, an den der Regelkreis die Geschwindigkeit des Auges anpasst. Falls die Augengeschwindigkeit  $v_{\text{Auge}}$  ungleich der Geschwindigkeit des SPEM-Ziels  $v_{\text{Ziel}}$  ist ( $v_{\text{Auge}} - v_{\text{Ziel}} \neq 0$ ), wird das bewegte Ziel nicht mehr auf die Fovea projiziert. Diesem retinalen Fehler (engl. *retinal slip*) begegnet das visuelle System durch eine Anpassung der Geschwindigkeit.

An der Generierung glatter Augenfolgebewegungen sind eine Reihe kortikaler und subkortikaler Strukturen involviert (siehe Review von Ilg und Thier (2008)). Das Areal MT spielt eine zentrale Rolle bei der Verarbeitung visueller Bewegung. Lisberger und Movshon (1999) konnten zeigen, dass Neurone im Areal MT die Geschwindigkeit von visuellen Zielen in einem für SPEM relevantem Geschwindigkeitsbereich kodieren. Läsionen in MT führen dazu, dass Rhesusaffen keine glatten Augenfolgebewegungen mehr in die ipsiversive Richtung der Läsion durchführen können. Kontraversive Ziele können aber noch problemlos verfolgt werden (Dürsteler und Wurtz, 1988). Das mit dem rein visuellen MT benachbarte Areal MST kodiert die Bewegung von Objekten in weltzentrierten, supramodalen Koordinaten (Ilg et al., 2004; Gu et al., 2008, 2012). Läsionen im Areal MST führen bei der Ausführung einer ipsiversen SPEM zu ähnlichen Defiziten wie Läsionen in MT (Dürsteler und Wurtz, 1988). Das Frontale Augenfeld (FEF) ist in die Planung und Ausführung verschiedener Augenbewegungen involviert. Bei glatten Augenfolgebewegung ist es dafür verantwortlich, die Augengeschwindigkeit an die Geschwindigkeit des SPEM-Ziels anzupassen (Tanaka und Lisberger, 2002) und ist beteiligt bei der Vorhersage von dreidimensionalen Bewegungstrajektorien (Fukushima et al., 2002). Schoppik et al. (2008) konnten zeigen, dass wenige Neurone im FEF ausreichen, um

## 1 Einleitung

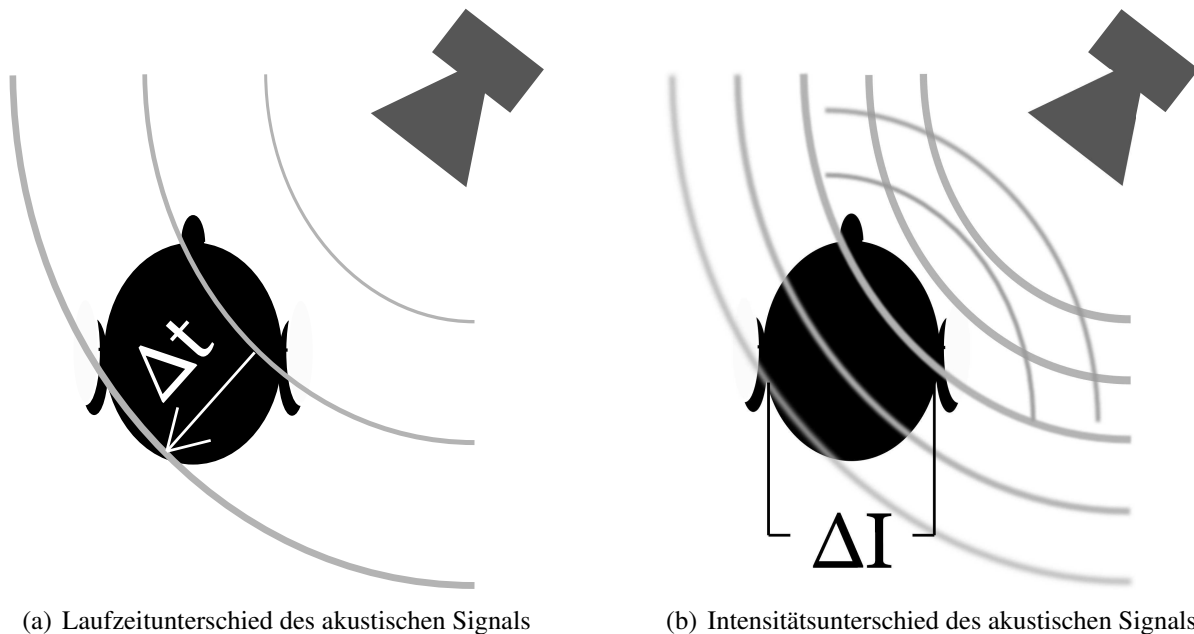
die glatte Augenfolgebewegung zu steuern. Stimulation im supplementären Augenfeld (SEF) senkt die Latenz für prädiktive SPEM herab (Missal und Heinen, 2004). Wenn das visuelle Ziel während einer glatten Augenfolgebewegung von einer visuellen Barriere verdeckt wird, kodieren Neurone im SEF die Trajektorie des Ziels und unterstützen die Aufrechterhaltung von SPEM (Kim et al., 2005). Im lateralen intraparietalen Areal (LIP) fanden Bremmer et al. (1997a) Neurone, die Augenpositionssignale während glatter Augenfolgebewegungen kodieren. Das multisensorische, ventrale intraparietale Areal (VIP) wird mit der Kodierung des Nahraums in Verbindung gebracht (Bremmer et al., 1997b; Duhamel et al., 1998). Colby et al. (1993) und Schlack et al. (2003) haben gezeigt, dass im Areal VIP auch glatte Augenfolgebewegungen kodiert werden. Da im Nahraum höhere Winkelgeschwindigkeiten auftreten, waren die kodierten Geschwindigkeiten vergleichsweise hoch (Schlack et al., 2003). An der Kodierung von Stimulusgeschwindigkeiten und Trajektorien glatter Augenfolgebewegungen ist ein umfassendes Netzwerk kortikaler Areale beteiligt, das sich nicht nur auf das geschwindigkeitsselektive Areal MT beschränkt. Dieses Netzwerk hat viele Affenzen in den Hirnstamm, vor allem an das Griseum Pontis und das Cerebellum (Ilg und Thier, 2008). Von hier gehen die Motorsignale an den okulomotorischen Muskelapparat. Abbildung 1.4 zeigt die oben beschriebenen Hirnareale eines Rhesusaffen.



**Abbildung 1.4:** Die wichtigsten Areale bei der Kodierung und Generierung glatter Augenfolgebewegungen. Die Abbildung wurde modifiziert nach Brainmaps.org<sup>3</sup>. Abkürzungen siehe Glossar.

---

<sup>3</sup><http://brainmaps.org/>



**Abbildung 1.5:** Illustration der für die horizontale Lokalisation wichtigen Signale. (a) zeigt die Laufzeitunterschiede  $\Delta t$  der Signale, die die beiden Ohren von einer Schallquelle im Raum erhalten. (b) stellt die Differenz der Intensität des akustischen Signals dar, das die Ohren von dieser Schallquelle erreicht.

### 1.1.3 Auditorische Lokalisation in der Horizontalen

Das menschliche auditorische System kann je nach Alter Frequenzen von ca. 20 Hz - 20 kHz wahrnehmen. Für die Lokalisation von Tönen in der Horizontalebene können verschiedene Effekte genutzt werden. Befindet sich eine Tonquelle nicht direkt vor oder hinter einem Beobachter, erreicht der Schall die beiden Ohren mit einer interauralen Laufzeitdifferenz  $\Delta t$  (engl. *interaural time difference* - ITD). Hier muss zwischen der Verschiebung der Phasenlaufzeit und der Gruppenlaufzeit von neu ansetzenden Tönen unterschieden werden. Parallel dazu ändert sich auch die Intensität des Schalls durch Reflexionen am Kopf des Beobachters (engl. *interaural level difference* - ILD). Rayleigh (1907) war einer der ersten, der diese Effekte in seiner Duplex-Theorie beschrieb und mit der Lokalisation von Tonquellen in der horizontalen Ebene in Verbindung brachte. Abbildung 1.5 veranschaulicht die beiden Phänomene. Diese beiden Effekte sind stark frequenzabhängig. Woodworth (1938) testete den Einfluss der Laufzeitdifferenz abhängig vom Azimut an einer Attrappe. Er verwendete dabei einen Ohrabstand von ca. 22-23 cm. Bei diesem Abstand beträgt der maximale Laufzeitunterschied ca. 655  $\mu s$ . Dies entspricht etwa einer Frequenz von 1500 Hz. Phasenunterschiede zwischen beiden Ohren lassen sich ab der Hälfte dieser Frequenz unterscheiden ( $< 750$  Hz). Oberhalb einer Frequenz von 1500 Hz wird der Schall vom Kopf stärker reflektiert und es lassen sich ILDs detektieren. ITDs der Gruppenlaufzeiten von neu ansetzenden Tönen lassen sich sowohl bei hohen als auch bei niedrigen Frequenzen unterscheiden. ITDs von bis zu 10  $\mu s$  können aufgelöst werden (Blauert und Allen, 1996). Dies entspricht einer maximal auflösbaren Winkeldifferenz, die in

der Horizontalen im besten Fall ca.  $1^\circ$  beträgt, wenn sich die Schallquelle direkt vor dem Beobachter befindet.

## 1.2 Experiment A - Einleitung und Motivation des Experiments

### 1.2.1 Multimodale Integration während glatter Augenfolgebewegungen

Während glatter Augenfolgebewegungen unterliegt die visuelle Lokalisation systematischen Fehlern (van Beers et al., 2001; Rotman et al., 2004; Königs und Bremmer, 2010). Diese Fehllokalisationen haben für unterschiedliche Sinnesmodalitäten verschiedene Ausprägungen. So werden visuelle Ziele generell in die Richtung der glatten Augenfolgebewegung verschoben wahrgenommen. Die visuelle Fehlwahrnehmung weist eine spezifische Topographie auf. Visuelle Ziele, die im Halbfeld entgegengesetzt zur SPEM-Richtung liegen (foveofugal), werden kaum fehllokalisiert. Ziele, die im Halbfeld des SPEM-Vektors liegen, werden stark in SPEM-Richtung verschoben erkannt (van Beers et al., 2001). Je größer die Exzentrizität von der Fovea ist, desto größer ist auch die Fehlwahrnehmung in SPEM-Richtung. Anders stellt sich der Fall für auditorische Zielreize während SPEM dar (Königs und Bremmer, 2010). Die auditorische Lokalisation während SPEM ist der auditorischen Lokalisation während Fixation sehr ähnlich. Man beobachtet eine leichte Verschiebung der auditorischen Lokalisationsantworten in Richtung der Augenbewegung. Die glatte Augenfolgebewegung hat auf die visuelle Lokalisation stärkere Auswirkungen, was bei zeitgleicher, räumlich kongruenter Präsentation der Lokalisationsreize zu einem Konflikt führt.

Anhand dieser Befunde stellt sich die Frage, wie bimodale zeitlich und räumlich kongruent präsentierte Reize während glatter Augenbewegungen lokalisiert werden. Es gibt in diesem Zusammenhang zwei wichtige Theorien, die in vielen Studien getestet wurden. Die Ältere der beiden beschreibt einen Mechanismus, bei dem von dem Input mehrerer Modalitäten der erfahrungsgemäß zuverlässigere die Wahrnehmung dominiert (engl. *winner takes all*). Nach dieser Theorie wird Einfluss der anderen Modalitäten ignoriert und ein Ereignis wird räumlich der dominanten Modalität zugeordnet (Pick et al., 1969; Warren et al., 1981; Mateeff et al., 1985; Caclin et al., 2002). Im audiovisuellen Fall ist die visuelle Modalität erfahrungsgemäß zuverlässiger bei der Lokalisation von Objekten oder Ereignissen im Raum (vgl. das Review von Burr und Alais (2006)). Ausgenutzt wird dieser Mechanismus beispielsweise beim Fernseher, bei dem die gesprochenen Worte dem Mund eines Protagonisten im Bildschirm zugeordnet werden und nicht einem Lautsprecher, dessen Position im Raum sich vom Fernseher deutlich unterscheiden kann. Bei einzelnen kurzen Ereignissen kann die räumliche Disparität zwischen dem Ton und dem visuellem Reiz bis zu  $15^\circ$  betragen und wird noch als ein Ereignis betrachtet (Wallace et al., 2004). Man spricht in diesem Fall vom "Bauchredner-Effekt".

Die zweite Theorie der multimodalen Integration ist die Modalitätspräzisionshypothese (engl. *Modality precision hypothesis*, im Folgenden kurz: MPH) von Welch und Warren (1986). Diese Hypothese basiert auf der Idee, dass bei Diskrepanzen zwischen unterschiedlichen Mo-



dalitäten die Einflüsse gewichtet nach ihrer Präzision integriert werden. Also die Modalität, deren Antworten die geringste Streuung  $\sigma_i$  aufweist, wird am stärksten gewichtet. Weitere Modalitäten haben mit einer geringeren Gewichtung ebenfalls einen Einfluss auf die Wahrnehmung. Im audiovisuellen Fall gehen also die visuelle  $\sigma_V$  und auditorische  $\sigma_A$  Streuung bei der Berechnung der Gewichtung ein. Nach Clark und Yuille (1990) wird die Varianz  $\sigma_{VA}^2$  bei optimaler Integration der Informationen beider Modalitäten und Unabhängigkeit der Verteilungen für die Modalitäten über die Beziehung

$$\sigma_{VA}^2 = \frac{\sigma_V^2 \cdot \sigma_A^2}{\sigma_V^2 + \sigma_A^2} \leq \min(\sigma_A^2, \sigma_V^2) \quad (1.1)$$

geschätzt. Die Indizes  $A$  und  $V$  stehen in diesem Fall für auditorisch, respektive visuell. Die Unabhängigkeit der Daten kann man in diesem Fall annehmen, weil die räumlichen Informationen von verschiedenen Modalitäten stammen. Eine weitere Voraussetzung für Gleichung 1.1 ist, dass die Daten normalverteilt sind. In diesem Fall gibt es keine trendfreie, nicht lineare Regel die eine geringere Varianz vorhersagt (Oruç et al., 2003). Im Sonderfall normalverteilter, unimodaler Datensätze stellt diese Form der multimodalen Integration eine Integration nach Bayes dar (Oruç et al., 2003). Die Verbesserung der Präzision ist am größten, wenn  $\sigma_A = \sigma_V$ . Das Modell sagt in diesem Fall eine Verbesserung um den Faktor  $\sqrt{2}$  voraus. Ein Maximum-Likelihood-Schätzer wäre im Falle normalverteilter Variablen nach Kalman und Bucy (1961) und Goodwin und Sin (1984) gegeben über

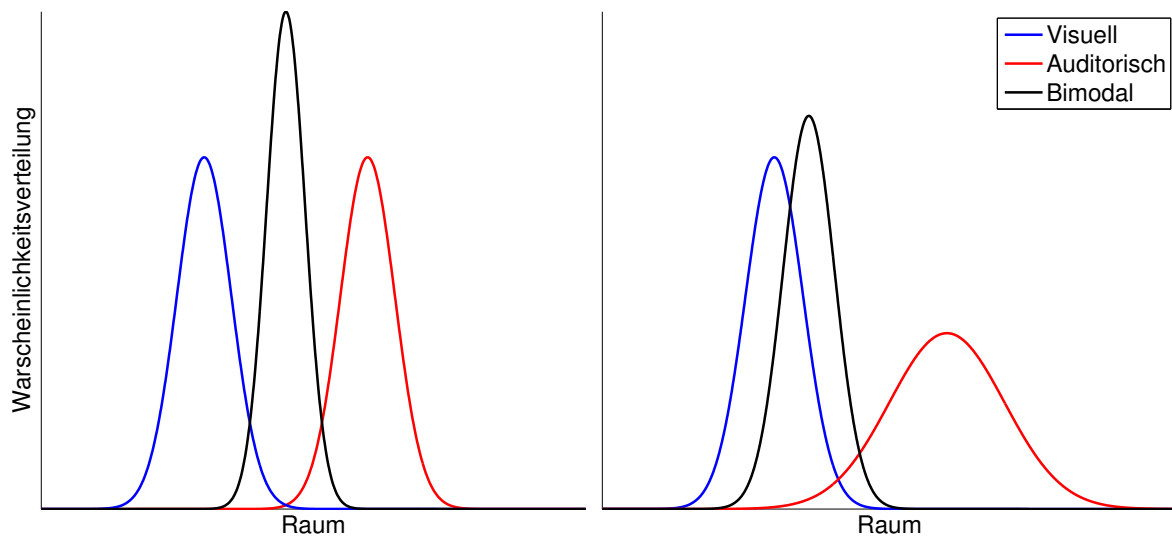
$$\hat{s} = \sum_i \omega_i \hat{s}_i = \omega_V \hat{s}_V + \omega_A \hat{s}_A \quad (1.2)$$

mit den Indizes  $i$ , die für unterschiedliche Modalitäten stehen. Diese Gleichung ist eine Form eines Kalman-Filters (Kalman und Bucy, 1961). Es gilt hierbei  $\sum_i \omega_i = 1$ . Insbesondere gilt

$$\omega_j = \frac{1/\sigma_j^2}{\sum_{i=1, \dots, j, \dots, N} 1/\sigma_i^2} \quad (1.3)$$

Dieses Verfahren ist in der Abbildung 1.6 dargestellt. Diese Hypothese wurde für verschiedene Modalitäten getestet (Clark und Yuille, 1990; Jacobs, 1999; Ernst und Banks, 2002; Battaglia et al., 2003; Oruç et al., 2003; Alais und Burr, 2004; Binda et al., 2007; von Hopffgarten und Bremmer, 2011). Die Ergebnisse dieser Studien bestätigten, dass bei multimodaler Integration eine Gewichtung der Modalitäten stattfand. Diese war nicht in allen Fällen optimal, wie nach Gleichung 1.2 prognostiziert (z. B. Battaglia et al. (2003); Oruç et al. (2003); von Hopffgarten und Bremmer (2011)). Dies ist ein Hinweis, dass je nach experimentellem Aufbau weitere Faktoren, wie Aufmerksamkeit, bei der Verarbeitung multimodaler Stimuli eine Rolle spielen. Gleichung 1.3 gilt auch, falls keine Normalverteilung vorliegt. Gleichung 1.2 hat im Fall von nicht-normalverteilten Daten nicht mehr die Funktion eines Maximum-Likelihood Schätzers, kann aber trotzdem zur einer zuverlässigeren Wahrnehmung beitragen (Oruç et al., 2003). Battaglia et al. (2003) und Alais und Burr (2004) haben gezeigt, dass dies für visuelle und auditorische Lokalisationsreize während Fixation zutrifft. Die visuelle Stimulation wurde in einer Weise variiert, sodass der visuelle Stimulus entweder sehr viel oder wenig räumliche

Information besaß.



**Abbildung 1.6:** Illustration des Maximum-Likelihood-Schätzers nach den Gleichungen 1.2 und 1.3. Die blauen und roten Gaußkurven stehen jeweils für Wahrscheinlichkeitsverteilungen für die räumliche Lokalisation einer Modalität. Die schwarze Kurve stellt die Wahrscheinlichkeitsverteilungen bei optimaler Integration nach der MPH dar. Die Standardabweichung (Präzision) ist in der bimodalen Bedingung in dem Modell immer kleiner oder gleich der Standardabweichung der präziseren Modalität.

Die visuellen Stimuli waren Kreise deren Luminanz eine Gauß-Verteilung aufwies. Die Lokalisationen von visuellen Reizen mit einem hohen räumlichen Informationsgehalt (kleines  $\sigma$ ) wiesen deutlich geringere Varianz und Fehler im Vergleich mit den auditorischen Zielen auf. Waren die visuellen Ziele stark verrauscht, haben sich die Probanden verstärkt auf den auditorischen Beitrag verlassen. Die Antworten der Probanden auf bimodale Stimulation waren mit der Vorhersage bei Alais und Burr (2004) nahezu identisch. In diesem Fall konnte eine optimale Integration der beiden Modalitäten nach der MPH gezeigt werden.

Während Sakkaden treten Fehlwahrnehmungen mit einer klaren Topographie und Zeitverlauf auf (Knöll et al., 2011; Morris et al., 2012). Binda et al. (2007) zeigten, dass audiovisuelle Stimuli perisakkadisch nach der MPH integriert werden. Aus diesen experimentellen Befunden ergibt sich die Hypothese, dass während glatter Augenfolgebewegungen, bei denen je nach Modalität unterschiedliche, systematische Fehlwahrnehmungen auftreten, ebenfalls eine bimodale Integration räumlicher Stimuli stattfindet. Explizit für den unimodal, audiovisuellen Fall zeigten Königs und Bremmer (2010), dass Fehlwahrnehmungen während SPEM je nach Modalität unterschiedliche Antwortcharakteristika aufweisen. Die Stimuli in dieser Studie wurden allerdings nicht bimodal präsentiert. Bei räumlicher Kongruenz der audiovisuellen Reize besteht also trotzdem ein Konflikt in der räumlichen Wahrnehmung. Es stellt sich die Frage ob bei glatten Augenfolgebewegungen, während derer sich die Lokalisation visueller und auditorischer Reize klar unterscheidet, ebenfalls eine Integration nach der MPH stattfindet.

Ein weiterer Punkt ist die Zeitdifferenz zwischen dem auditorischen und visuellem Reiz. Da die Schallgeschwindigkeit mit  $c_{Schall} \approx 343 \text{ m/s}$  langsamer als das Licht ist, kommen die auditorischen Signale nach den visuellen bei den Sinnesorganen an. Da der Zeitversatz des Lichts vernachlässigbar ist (CGPM, 1983), entsprechen 10 ms Unterschied zwischen Licht und Tonquelle einer Entfernung von etwa  $343 \text{ m/s} \cdot 10 \text{ ms} = 3,4 \text{ m}$ . Die zeitliche Auflösung von auditorischen Reizen ist allerdings erheblich besser als die zeitliche Auflösung von visuellen Reizen und kann diese auch modulieren. Gebhard und Mowbray (1959) und Shipley (1964) zeigten, dass die Wahrnehmung der Frequenz eines visuellen Flickerstimulus durch einen auditorischen Stimulus mit unterschiedlicher Frequenz herauf- oder herabgesetzt werden konnte. Shams et al. (2001) zeigten, dass ein kurz eingeblendeter Punkt, der von zwei kurz präsentierten Tönen begleitet wird, dem Beobachter illusorisch wie zwei kurz hintereinander eingeblendete Punkte erscheint. Burr et al. (2009) zeigten, dass bei zeitlicher Inkongruenz audiovisueller Reize bei einer Differenz des auditorischen vom visuellem Stimulus von 60 ms vor und nach der Präsentation des visuellen Reizes der auditorische den visuellen Reiz "einfangen" kann. D. h. dass trotz zeitlicher Inkongruenz die Reize zeitgleich zum Zeitpunkt des auditorischen Reizes wahrgenommen werden.

Während SPEM wurde bimodale Integration bisher noch nicht untersucht. Um zu untersuchen, ob diese Integration nach der MPH erfolgt, wurde ein experimentelles Setup entwickelt, bei dem während einer geräuscharmen Pendelbewegung audiovisuelle Stimuli präsentiert werden können. Die unterschiedliche Lokalisation unimodal präsentierter auditorischer oder visueller Reize führt bei einer kongruenten, bimodalen Präsentation der Stimuli zu einem Konflikt. Dieses Experiment stellt die Frage wie dieser Konflikt während glatter Augenfolgebewegungen gelöst wird.

## 1.3 Experiment B - Einleitung und Motivation des Experiments

### 1.3.1 Beschleunigung während glatter Augenfolgebewegungen

Es fällt einem Beobachter nicht schwer, den in der allgemeinen Einleitung erwähnten Vogel im Flug zu verfolgen. Im Flug wird der Vogel für den Beobachter unvorhersehbar seine Flugrichtung und Geschwindigkeit ändern. Jede Richtungs- und Geschwindigkeitsänderung eines Objekts stellt physikalisch eine Beschleunigung dar. Dem okulomotorischen System gelingt es trotzdem diese beschleunigten visuellen Objekten mühelos zu folgen. Auch unter Laborbedingungen treten gelegentlich Beschleunigungen auf, beispielsweise wenn glatte Augenfolgebewegungen auf periodische Ziele gemacht werden (Brenner et al., 2001). In Versuchen mit periodischen Zielen ändern sich mit jeder Zeiteinheit mehrere Parameter (Bewegungsrichtung, Geschwindigkeit, Beschleunigung), die potentiell die Lokalisation während dieser Experimente beeinflussen können. Der Einfluss der Beschleunigung während glatter Augenfolgebewegungen auf die Lokalisation kurz eingeblendeter visueller Ziele wurde bisher nicht systematisch untersucht. Beschleunigungen während glatter Augenfolgebewegungen sind unter natürlichen Bedingungen sehr häufig zu beobachten und haben daher eine große Relevanz. Psychophysikalische Studien haben gezeigt, dass zwischen unterschiedlichen Geschwindig-

keiten deutlich besser differenziert werden kann als zwischen unterschiedlichen Beschleunigungen (Werkhoven et al., 1992). Geringe Beschleunigungen, die auftreten wenn ein visuelles Ziel seine Geschwindigkeit sehr langsam ändert, können von Probanden kaum noch detektiert werden. Watamaniuk und Heinen (2003) haben untersucht, welche Einflüsse Augenbeschleunigungen auf die Fähigkeit haben, während SPEM unterschiedliche Geschwindigkeiten und Beschleunigungen zu diskriminieren. Sie zeigten, dass sowohl okulomotorische als auch perzeptuelle Entscheidungen während SPEM bei der Detektion von Geschwindigkeitsdifferenzen besser waren als für Beschleunigungsdifferenzen. Bennett et al. (2007) untersuchten den Einfluss von beschleunigten SPEM-Zielen auf die okulomotorischen. Das Ziel wurde zu Beginn eines Durchgangs mit einer vorgegebenen Beschleunigung gezeigt. Während dieser Durchgänge wurde nach einem Zeitintervall, in dem das beschleunigte SPEM-Ziel sichtbar war (200 ms, 500 ms oder 800 ms), das SPEM-Ziel für ein Intervall von 800 ms ausgeblendet. Das SPEM-Ziel setzte in dieser nicht-sichtbaren Phase seine Bewegung fort und wurde im Anschluss an das Intervall erneut präsentiert. Die Probanden sollten in dieser Phase die Trajektorie des beschleunigten SPEM-Ziels antizipieren. In der nicht-sichtbaren Phase führten die Probanden eine sakkadische SPEM aus. Es zeigte sich dabei, dass die Probanden den Stimulus für mehr als 200 ms vor dem Ausblendintervall verfolgen mussten, um die Beschleunigung korrekt zu antizipieren. Für die akkurate Detektion der SPEM-Geschwindigkeit konnten deutlich geringere Integrationszeiten nachgewiesen werden (Lisberger, 1998). Die Kodierung von Beschleunigung im visuellen Kortex wurde in verschiedenen Studien im Areal MT untersucht (Lisberger und Movshon, 1999; Price et al., 2005; Schlack et al., 2007). Es zeigte sich dabei, dass im Areal MT Beschleunigungen nicht direkt kodiert werden. Beschleunigungssignale konnten allerdings auf Populationsebene nachgewiesen werden. Lisberger und Movshon (1999) und Price et al. (2005) konnten Beschleunigungssignale nur für positive Beschleunigung aus den Populationsantworten dekodieren. Über ein Adaptationsmodell haben Schlack et al. (2007) auch erfolgreich negative Beschleunigungen dekodieren können. Ob die Unterschiede in den physiologischen Analysen auf das experimentelle Design, wie von Schlack et al. (2007) vorgeschlagen oder auf unterschiedliche neuronale Kodierung zurückgehen, kann nicht mit Sicherheit beantwortet werden. Welchen Einfluss die Beschleunigung auf die Lokalisation von kurz präsentierten Objekten hat, wurde bisher nicht untersucht.

Die Topographie der Fehllokalisationen von kurz präsentierten Objekten, die während glatter Augenfolgebewegungen auftreten, wurde bereits in Kapitel 1.2 beschrieben. In Kürze: die Fehllokalisation kurz präsentierter Reize ist foveopetal deutlich größer als foveofugal (van Beers et al., 2001). Die Fehlwahrnehmung hängt allerdings auch von weiteren Parametern ab. Rotman et al. (2004) fanden, dass die Richtung der glatten Augenfolgebewegungen nach der Präsentation eines Reizes die Lokalisation dieses Reizes entscheidend mitbeeinflusst. Weitere Parameter, wie der Einfluss der Geschwindigkeit, wurden bereits untersucht, allerdings mit widersprüchlichen Ergebnissen. Während periodischer glatter Augenfolgebewegungen wurden geringere Fehler mit steigender Geschwindigkeit berichtet (Brenner et al., 2001). Das Gegenteil berichteten Kerzel et al. (2006) bei der Untersuchung von linearem SPEM. In dem Experiment stiegen die Lokalisationsfehler mit steigender Geschwindigkeit des SPEM-Ziels an. Die Rolle der Geschwindigkeit des SPEM-Ziels auf die Lokalisation ist also unklar. Im Fall von Brenner et al. (2001) konnte Lokalisation zusätzlich durch einen weiteren Parameter beeinflusst worden sein. Heute ist bekannt, dass eine Richtungsänderung eines SPEM-

Ziels die Lokalisation in Richtung der Bewegung des SPEM-Ziels nach der Präsentation eines Lokalisationsreizes beeinflusst (Rotman et al., 2004). Der Einfluss der Beschleunigung des SPEM-Ziels wurde als potentieller weiterer Parameter bei diesen Studien nicht systematisch untersucht. Während glatter Augenfolgebewegungen verfolgt das Auge das SPEM-Ziel nicht immer mit exakt der Geschwindigkeit des SPEM-Ziels. Der Quotient aus der Geschwindigkeit des SPEM-Ziels und der Augengeschwindigkeit wird als "Gain" bezeichnet und ist während einer stabilen, glatten Augenfolgebewegung mit konstanter Geschwindigkeit also typischerweise  $< 1$  (Carpenter, 1988). Den Einfluss der Beschleunigung auf die Lokalisation zu untersuchen stellt experimentell eine Herausforderung dar. Beschleunigungen verändern asymmetrisch Parameter wie die Geschwindigkeit des SPEM-Ziels zum Zeitpunkt der Reizpräsentation oder die Zeit nach Reizpräsentation bis zur Präsentation des Lokalisationsstimulus. Ein abbremsendes SPEM-Ziel mit konstant negativer Beschleunigung wird irgendwann seine Bewegungsrichtung ändern. Es ist unmöglich alle Parameter, die nicht Teil der Fragestellung sind, konstant zu halten.

In diesem Experiment soll der Einfluss der Beschleunigung während glatter Augenfolgebewegungen systematisch untersucht werden. Es ist wichtig, den Einfluss der Beschleunigung auf die Lokalisation zu kennen, um diesen Parameter bei zukünftigen Lokalisationsstudien im experimentellen Design mit einbeziehen zu können. Eine weitere Fragestellung, die sich mit den psychophysikalischen Methoden nur indirekt beantworten lassen wird, ist die Frage nach der neuronalen Kodierung. Die Studien von Lisberger und Movshon (1999) und Price et al. (2005) fanden Beschleunigungssignale im Areal MT nur für positive Beschleunigung. Sollte positive Beschleunigung besser kodiert werden als negative Beschleunigung, kann dies einen Einfluss auf die neuronale Repräsentation des Raumes während der Augenbewegung haben und somit die Lokalisation beeinflussen. In diesem Experiment sollen zwei verschiedene Szenarien untersucht werden. (i) Das SPEM-Ziel soll während der glatten Augenfolgebewegung zum Zeitpunkt der Präsentation des Lokalisationsreizes entweder abbremsen, beschleunigen oder eine konstante Geschwindigkeit haben. (ii) Das SPEM-Ziel soll zum Zeitpunkt der Reizpräsentation die Richtung wechseln und so die Situation am Umkehrpunkt einer periodischen glatten Augenfolgebewegung simulieren.

## 1.4 Experiment C - Einleitung und Motivation des Experiments

### 1.4.1 Eigenschaften der rezeptiven Felder während glatter Augenfolgebewegungen und Fixation

#### Raumkodierung

Als rezeptives Feld (RF) wird der Bereich im Raum bezeichnet, in dem Stimulation die neuronale Aktivität eines Neurons verändert (Sherrington, 1906; Hubel und Wiesel, 1959). Ein visuelles RF wird retinozentrisch genannt, wenn die Position des RFs auf der Retina konstant und unabhängig von der Winkelstellung des Auges ist. Bei unterschiedlichen Blickrichtungen kodiert ein retinozentrisches RF verschiedene Bereiche des visuellen Raums. Ein kopf-

zentriertes rezeptives Feld kodiert im Gegensatz dazu immer eine Position im Raum relativ zur Kopfposition und ist unabhängig von der Augenposition im Kopf. Rauminformationen von verschiedenen Modalitäten werden zunächst in unterschiedlichen Koordinatensystemen kodiert. Um beispielsweise ein Objekt im Raum greifen zu können, müssen visuelle, retinozentrische Signale in körper- oder handzentrierte Koordinaten übertragen werden (Soechting und Flanders, 1989). Duhamel et al. (1997) konnten zeigen, dass Neurone im Areal VIP visuelle Signale sowohl in retinozentrischen als auch in kopfzentrierten Koordinaten kodieren. Es wurden in dieser Studie auch Neurone gefunden, deren Kodierung nicht eindeutig in kopf- und retinazentrierten Koordinaten vorlag, sondern deren Kodierung dazwischen lag. Deneve et al. (2001) haben simuliert, wie aus solchen Populationen von Neuronen, die Signale in unterschiedlichen Koordinatensystemen kodieren, eine optimale Raumkodierung errechnet werden kann. Populationen von Neuronen mit diesen Eigenschaften sind eine wichtige Voraussetzung für die Kodierung räumlicher, perzeptueller Stabilität. Im Areal VIP im parietalen Kortex wurden Neurone gefunden, die multisensorische Signale in zum Teil verschiedenen Koordinatensystemen verarbeiten (Schlack et al., 2005; Avillac et al., 2005).

Augenpositionssignale, die die Stellung der Augen im Kopf kodieren, sind von entscheidender Bedeutung bei der Umrechnung von retinozentrischen zu kopfzentrierten Koordinaten. Sie lassen sich in vielen visuellen Arealen nachweisen. Bremmer et al. (1997c) zeigten Augenpositionssignale in den Arealen MT und MST. Während glatter Augenfolgebewegungen variierte die neuronale Aktivität meist linear in Abhängigkeit von der Augenposition. In den Arealen LIP und 7A konnten ebenfalls Augenpositionssignale und die Kodierung der Augenposition während SPEM gezeigt werden (Bremmer et al., 1997a). In V4 (Bremmer, 2000) und im Areal VIP (Bremmer et al., 1999) wurden ebenfalls Augenpositionssignale gefunden. Morris et al. (2012) haben gezeigt, wie durch fehlerhafte Kodierung der Augenposition Fehlwahrnehmungen bei der Lokalisation von Objekten, die während Sakkaden gezeigt werden, entstehen können. Für glatte Augenfolgebewegungen gibt es bisher kein Modell, welches die verhaltensexperimentellen Befunde bei der Lokalisation vollständig erklären kann.

### **Lokalisation und Raumkodierung während SPEM**

Wie in den bisherigen Kapiteln 1.2 und 1.3 eingeführt, modulieren glatte Augenfolgebewegungen die Raumwahrnehmung von Objekten (van Beers et al., 2001; Rotman et al., 2004; Königs und Bremmer, 2010; Blanke et al., 2010). Der neuronale Ursprung der in psychophysikalischen Experimenten beobachteten Verschiebungen ist bis heute unklar. Brenner et al. (2001) schlugen vor, dass die räumliche Fehlwahrnehmung auf Zeitunterschiede innerhalb der neuronalen Kodierung zwischen Augenpositionssignalen und visuellen Signalen zurückzuführen sind. Von dem Motorsignal an die Muskeln des okulomotorischen Apparates wird nach dieser Interpretation zeitgleich ein Signal an die visuellen Areale des Kortex weitergeleitet (Efferenzkopie, engl. *efference copy/ corollary discharge*). Aufgrund der Latenz dieser Efferenzkopie werden die Fehlwahrnehmungen während glatter Augenfolgebewegungen erklärt. Mit dieser Interpretation stehen eine Reihe von Studien im Widerspruch. Zum einen ist die Fehllokalisation im foveofugalem Halbfeld deutlich kleiner als im foveopetalen Halbfeld (van Beers et al., 2001; Königs und Bremmer, 2010). Wäre der Fehler allein auf neuronale Latenzen zurückzuführen, sollte die Fehlwahrnehmung räumlich homogen sein. Wird wäh-

rend glatter Augenfolgebewegungen ein visuelles Feedback gegeben, z. B. konstante vertikale Balken, sind die Fehlwahrnehmungen kurz eingeblendeter visueller Reize deutlich geringer (Brenner et al., 2001). Der visuelle Kontext, in dem die Lokalisation stattfindet, ist für das Verhalten also wichtig. Fehlwahrnehmungen, die durch die Efferenzkopie hervorgerufen werden, sollten nicht durch den visuellen Kontext beeinflussbar sein. Blanke et al. (2010) konnten zeigen, dass die Fehlwahrnehmung schon vor dem Beginn der Augenbewegung beginnt, was ebenfalls gegen die Hypothese von unterschiedlichen Latenzen spricht. Die Fehlwahrnehmung von kurz eingeblendeten Objekten hängt hauptsächlich von der Bewegung des SPEM-Ziels nach Präsentation ab (Rotman et al., 2004).

Ein optokinetischer Nystagmus (OKN) ist eine reflexive Augenbewegung, die aus langsamen, SPEM-ähnlichen, und schnellen, sakkadenähnlichen Phasen besteht (Carpenter, 1988). Ein OKN kann beispielsweise auftreten, während ein Beobachter aus dem Fenster eines Zuges schaut und dabei versucht, die schnell am Fenster vorbeiziehende Peripherie zu beobachten. Fehllokalisationen während der langsamen Phasen des OKN zeigen ein ähnliches Verhalten wie während glatter Augenfolgebewegungen (Kaminiarz et al., 2007), d. h. es findet eine Fehlwahrnehmung in Bewegungsrichtung der langsamen Phase statt. Allerdings ist die Fehllokalisation in Richtung der langsamen Phase hier nicht abhängig vom Halbfeld in dem ein Stimulus gezeigt wurde. Im dorsalen Pfad im Areal MT untersuchten Hartmann et al. (2011) die Dynamik rezeptiver Felder während der langsamen Phasen eines OKN. Es konnte hier gezeigt werden, dass die Lage der rezeptiven Felder während der langsamen Phasen eines OKN klar in retinozentrische Koordinaten vorlagen. Man beobachtet also keine Verschiebung der Lage der rezeptiven Felder im Areal MT. Die Fehlwahrnehmung hat also eine andere Ursache. Das Areal V4 im ventralen Pfad ist von der Hierarchieebene mit dem dorsalen Areal MT vergleichbar (Felleman und Van Essen, 1991). Im Areal V4 wurden Neurone gefunden, deren rezeptive Felder während Sakkaden ein dynamisches Verhalten bezüglich ihrer Lage und Größe gezeigt haben (Tolias et al., 2001). Die RFs verschoben sich in Richtung Sakkadenziel und waren kleiner *shift and shrink*. Wenn die Position von Objekten im rezeptiven Feld variiert wurde, blieb die relative neuronale Antwort konstant (Gallant et al., 1996). Connor et al. (1996) zeigten, dass in V4 die Position eines Objektes relativ zum Zentrum der Aufmerksamkeit kodiert wird. Das Areal V4 zeigt ein räumlich dynamisches Verhalten, und es ist deshalb ein mögliches Areal, in dem während glatter Augenfolgebewegungen eine Verschiebung der rezeptiven Felder gefunden werden kann.

### 1.4.2 Kodierung chromatischer, isoluminanter Stimuli während glatter Augenfolgebewegungen

In einer interessanten Studie zeigten Schütz et al. (2008), dass während glatter Augenfolgebewegungen die Wahrnehmungsschwelle für chromatische, isoluminante Stimuli sinkt. Luminanzkontraste mit hohen Raumfrequenzen können im Vergleich mit den Detektionsschwellen während Fixation ebenfalls während SPEM besser detektiert werden (Schütz et al., 2009). Die Änderung in den Schwellwerten begann in einem Zeitfenster von ca. 50ms vor Beginn der Augenbewegung. Dieser Zeitrahmen ist vergleichbar mit den Ergebnissen von Blanke et al. (2010), bei dem die SPEM-induzierte Fehlwahrnehmung vor Beginn der glatten Augenfolgebewegung einsetzte. Schütz et al. (2009) haben gezeigt, dass die erhöhte Sensitivität für iso-

luminante, chromatische Reize und für Reize mit hohen Raumfrequenzen auf eine Erhöhung der Effizienz der Kontrastverarbeitung zurückzuführen ist. Eine Änderung der zeitlichen Integration der Reize kann die beobachteten Effekte nicht erklären. Der magnozelluläre Pfad kann chromatische Stimuli und hohe Raumfrequenzen nicht verarbeiten (Schiller et al., 1990; Merigan et al., 1991a,b). Hohe Raumfrequenzen und chromatische Stimuli werden hauptsächlich im parvozellulären Pfad verarbeitet (Merigan et al., 1991b). Es ist daher anzunehmen, dass die Steigerung der Detektionssensitivität von chromatischen Reizen und hohen Raumfrequenzen während SPEM auf den Input des parvozellulären Pfades zurückzuführen sind.

Wie im Kapitel 1.1.1 erwähnt, wird ein Großteil der parvozellulären Projektionen im ventralen Pfad verarbeitet. Das Areal V4 ist das erste Areal das ausschließlich dem ventralen Pfad zugeordnet wird (Felleman und Van Essen, 1991). Mehrere Studien im Areal V4 berichteten von einer Kodierung von Farbkonstanz (Schein und Desimone, 1990; Walsh et al., 1993; Kusunoki et al., 2006). Wachtler et al. (2003) zeigten eine Kodierung von Farbkonstanz bereits im primären visuellen Kortex. Die Komplexität der Bedingungen, die bei der Untersuchung von Farbkonstanz korrelierte neuronale Antworten auslösen, nimmt im Areal V4 im Vergleich zu früheren Arealen allerdings stark zu. Anders als in V1 konnte im Areal V4 ein neuronales Korrelat für Farbkonstanz auch bei natürlichen Lichtverhältnissen und Farbkontrasten nachgewiesen werden (Kusunoki et al., 2006; Bushnell et al., 2011). Ungefähr ein Viertel der Zellen in V4 zeigten in einer Studie von Bushnell et al. (2011) einen Anstieg der Feuerrate, wenn Objekte isoluminant mit dem Bildhintergrund waren. Luminanzkontraste zwischen dem Objekt und dem Bildhintergrund führten zu geringeren Feuerraten. Neurone im Areal V4 kodieren also chromatische Objektinformationen. Die komplexen Antwortigenschaften im Areal V4 zeigen, dass in diesem Areal möglicherweise ein neuronales Korrelat für die Ergebnisse von Schütz et al. (2008, 2009) gefunden werden kann.



## 2 Methoden

### 2.1 Methoden A - Ein Pendel als Reizquelle

#### 2.1.1 Versuchspersonen

Insgesamt nahmen 6 Versuchspersonen (3 männlich, Durchschnittsalter  $\bar{x} \approx 26,7$  Jahre) an dem Versuch teil. Alle Experimente wurden in Übereinstimmung mit der Deklaration von Helsinki durchgeführt. Die Probanden gaben vor dem Versuch ihr schriftliches Einverständnis. Die Versuchspersonen bekamen eine Aufwandsentschädigung von 6 €/Stunde. Alle bis auf eine Versuchsperson waren naiv, was die Ziele des Experiments betraf. Sie wurden instruiert, bimodale Stimuli als ein Ereignis zu betrachten. Ein Proband musste aufgrund von nicht akzeptablen okulomotorischen und Konzentrationsleistungen ausgeschlossen werden. Über 60 % der Durchgänge waren in diesem Fall ungültig, sodass am Ende nicht genügend Daten vorhanden waren. Eine Nachmessung erschien in dem Fall nicht sinnvoll.

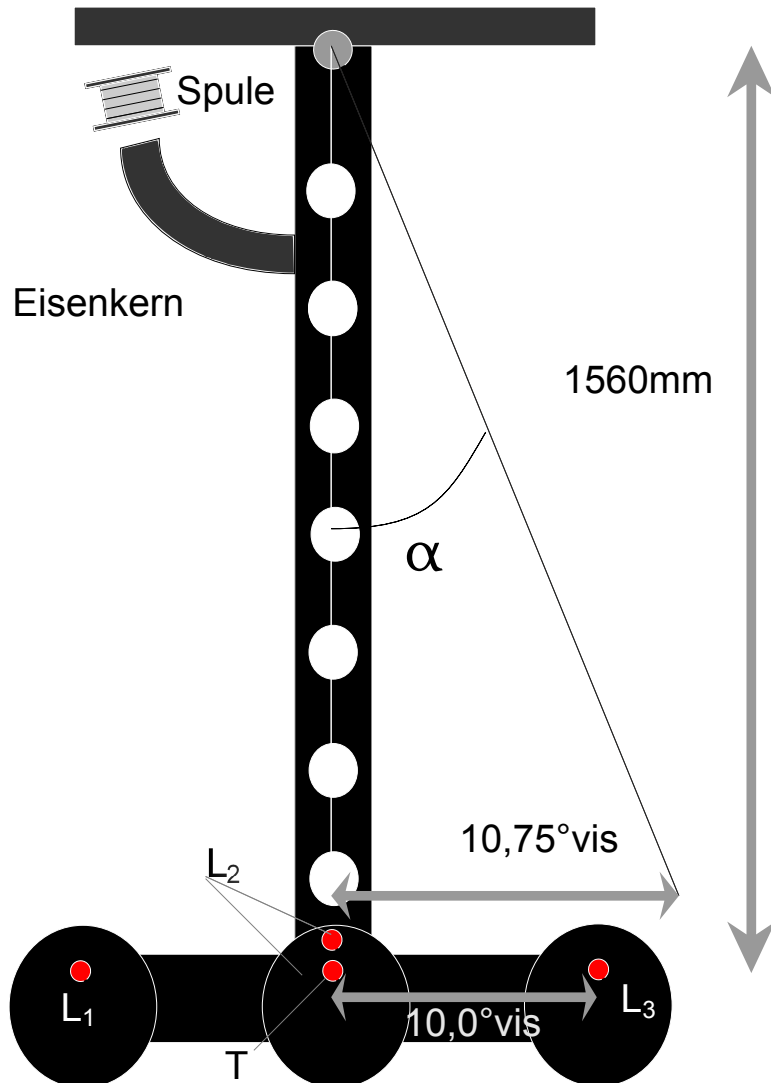
#### 2.1.2 Versuchsaufbau A

Die Versuche fanden in einem abgedunkelten, schallgedämpften Labor statt. Über einen CRT-Projektor (*Marquee 8000, Electrohome, Marienheide Deutschland*) wurden Stimuli bei 100 Hz auf eine 70 ° × 55 ° große, schalldurchlässige Leinwand projiziert. Die Leinwand befand sich im Abstand von 114 cm vom Betrachter. Die Augenpositionen der Probanden wurden über Infrarot-Kameras mit einer Abtastfrequenz von 500 Hz aufgezeichnet (*Eye Link II, SR Research, Ontario Kanada*). Zu Beginn eines Versuchs wurde das *EyeLink*-System auf die Blickrichtung des Probanden über ein 3 × 3-Gitter kalibriert (Gitterpunkte im Abstand von ca. 12 °). Das Gitter deckte die Position der im Experiment verwendeten Stimuli im Raum ab. Anschließend wurde die Kalibrierung durch ein leicht versetztes 3 × 3-Gitter validiert. In diesem Experiment gabe es 36 Bedingungen, die während einer Messsitzung in randomisierter Reihenfolge präsentiert wurden. Vor jeder Messsitzung wurde eine neue Kalibrierung durchgeführt.

Um die Herausforderung bimodaler Reizpräsentation zu bewältigen, wurde mit dem Elektroniklabor des Fachbereichs Physik der Philipps Universität Marburg ein Pendel entwickelt. An das Pendel wurden die Anforderungen gestellt, dass es sich möglichst geräuschfrei bewegen sollte. Außerdem sollten sowohl visuelle Ziele als auch auditorische Ziele durch das Pendel bewegt werden können (vgl. Abb. 2.1). Diese waren über serielle Schnittstellen mit dem Stimuluscomputer ansteuerbar. Abbildung 2.2 stellt den schematischen Aufbau des Pendels dar. Ein Regelkreis steuerte per Induktion über das Spule- Eisenkernelement die Schwingungsamplitude des Pendels. Diese wurde vor dem Versuch manuell eingestellt. Während dieses Versuchs betrug die Amplitude des Pendels immer 10,75 °.



**Abbildung 2.1:** Skizze eines der Lautsprecher mit Laserpointer. Links ist die Seitenansicht abgebildet. Rechts lässt sich die Position des Lasers im Lautsprecher erkennen. Jeder Lautsprecher hat einen Radius von  $4,5\text{ cm}$ , dies entspricht  $\approx 2,25^\circ$ .



**Abbildung 2.2:** Schematische Ansicht des Pendels. Die Amplitude des Pendels wurde über die Spule und das Eisenkernelement mittels Induktion durch einen Regelkreis gesteuert, bzw. gehalten. So wurde der geräuscharme Betrieb  $< 40\text{ dB}$  des Pendels gewährleistet. Eine Lautsprecher/Laserpointer-Matrix diente sowohl als SPEM-Ziel als auch als Lokalisationsreize. Abbildung 2.1 zeigt den schematischen Aufbau eines Lautsprecher/Laser-Elements.

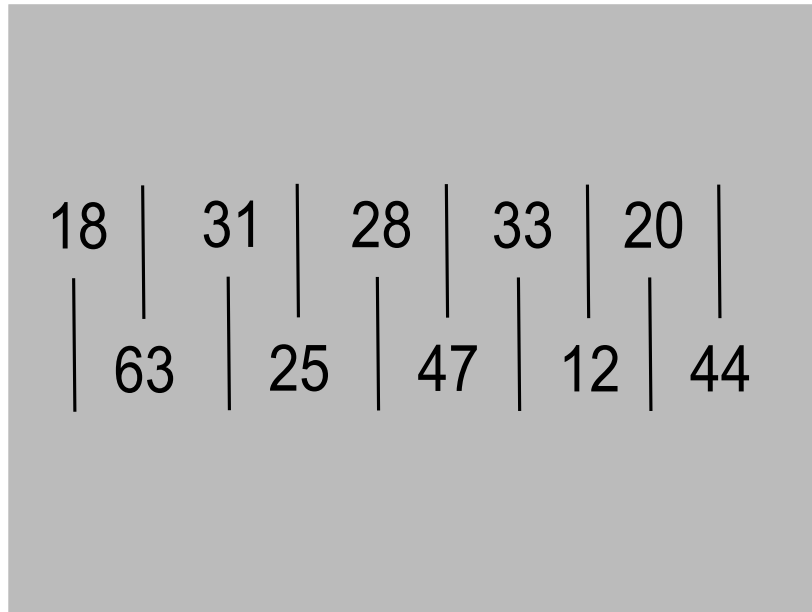
Die Eigenschwingung des Pendels hatte eine Periodendauer von  $T = 2584 \text{ ms}$ . Der mit  $T$  beschriftete Laser (Abb. 2.2) diente ausschließlich als SPEM-Ziel. Die Laser/ Lautsprecher-elemente  $L_1$ ,  $L_2$  und  $L_3$  (Abb. 2.1 und 2.2) dienten als Lokalisationsziele. Nach einer Einstellungsphase von  $t_1 = 6500 \text{ ms}$  in der die Versuchspersonen eine stabile periodische Augenfolgebewegung etabliert hatten, wurde im Zeitfenster  $[t_1; t_1 + 2 \cdot T]$  abhängig von der Pendelposition ein Lokalisationsreiz dargeboten. Der Reiz war entweder ein kurzes Blinken eines Lokalisationslasers von  $10 \text{ ms}$  von einem der drei Lokalisationslaser oder ein weißes Rauschen von  $10 \text{ ms}$  mit einem Schalldruckpegel von  $\approx 80 \text{ dB}$  (gemessen an der Kopfposition der Probanden im Experiment) aus einem der Lautsprecher. In der bimodalen Bedingung wurden das Rauschen und das Blinken synchron präsentiert. Die Reize wurden so eingestellt, dass in den bimodalen Bedingungen der auditorische Reiz  $10 \text{ ms}$  nach dem visuellen erschien. In diesem Fall wurde zum einen die physikalische Kausalität gesichert (siehe Kapitel 1.2), da der auditorische Reiz nach dem visuellen Reiz das jeweilige Sinnesorgan erreichte. Weiter wurde sichergestellt, dass für den Beobachter der Reiz als zeitgleich erschien.

Die möglichen Pendelpositionen zum Zeitpunkt der Präsentation des Lokalisationsreizes waren an den beiden Umkehrpunkten und am Nulldurchgang der Pendelbewegung. An den Umkehrpunkten des Pendels war die Geschwindigkeit zum Zeitpunkt der Reizpräsentation  $v_P \approx 0^\circ/\text{s}$  und die Beschleunigung mit  $a_P \approx 66^\circ/\text{s}^2$  war maximal. Die dritte Pendelposition bei Reizpräsentation war der Nulldurchgang, wobei nur bei Bewegungen von links nach rechts ein Reiz präsentiert wurde. Hier war die Geschwindigkeit des Pendels maximal  $v_P \approx 26,6^\circ/\text{s}$ , während das Pendel am Nulldurchgang nicht beschleunigte ( $a_P \approx 0^\circ/\text{s}^2$ ). Die drei Pendelpositionen  $x_1 = -10,75^\circ$ ,  $x_2 = 0^\circ$  und  $x_3 = 10,75^\circ$  ergaben zusammen mit den drei Lokalisationsorten  $L_1$ ,  $L_2$  und  $L_3$  und den drei Bedingungen (visuell, auditorisch und bimodal) insgesamt 27 Testbedingungen während glatter Augenfolgebewegungen. Jeweils nach der Reizpräsentation wurde nach  $12\,000 \text{ ms}$  ein Linealstimulus eingeblendet (Abb. 2.3; s. auch Kaminiarz et al. (2007)), über den die Versuchspersonen den wahrgenommenen Ort des Lokalisationsziels angeben sollten. Zum Vergleich mit den Bedingungen während glatter Augenfolgebewegungen, wurde die Integration bimodaler Lokalisationsreize während Fixation untersucht. Die Probanden sollten dabei einen roten Punkt fixieren, der an der Position  $x_2$  von einem Beamer projiziert wurde. Im Zeitfenster  $[t_1; t_1 + 2 \cdot T]$  wurden die Lokalisationsreize präsentiert. Es wurden hier an den Positionen  $x_1$ ,  $x_2$  und  $x_3$  über das Element  $L_2$  entweder visuell, auditorisch oder bimodal die Lokalisationsreize dargeboten. Die drei möglichen Lokalisationsorte ergaben mit den 3 unterschiedlichen Modalitäten insgesamt weitere 9 Stimulusbedingungen. Die Reihenfolge der einzelnen Bedingungen war pseudorandomisiert.

### 2.1.3 Datenanalyse im Experiment A

#### Augenpositionsdaten im Experiment A

Die gemessenen Augenpositionsdaten wurden in Matlab (*The Mathworks, Inc.*) eingelesen und mit Matlabroutinen sowie selbstprogrammierten Analysen weiterbearbeitet. Zunächst wurden die Augenpositionsdaten analysiert. Die Rohdaten, die in SI-Einheiten vorlagen  $[s, m]$  wurden in Grad Schwinkel umgerechnet. Der Einfachheit halber werden diese im Folgenden in  $[\circ]$  angegeben. Da während Sakkaden Effekte auftreten, die die Lokalisation von Objekten



**Abbildung 2.3:** Schema des Linealstimulus. Die Versuchspersonen hatten die Aufgabe, die Position des Lokalisationsreizes über die Position der einzelnen Striche anzugeben. Die Zahlen am Ende der Linealstriche wurden in jedem Trial zufallsgeneriert, um Erinnerungseffekte auszuschließen. Der Abstand der Striche betrug  $1^\circ$ .

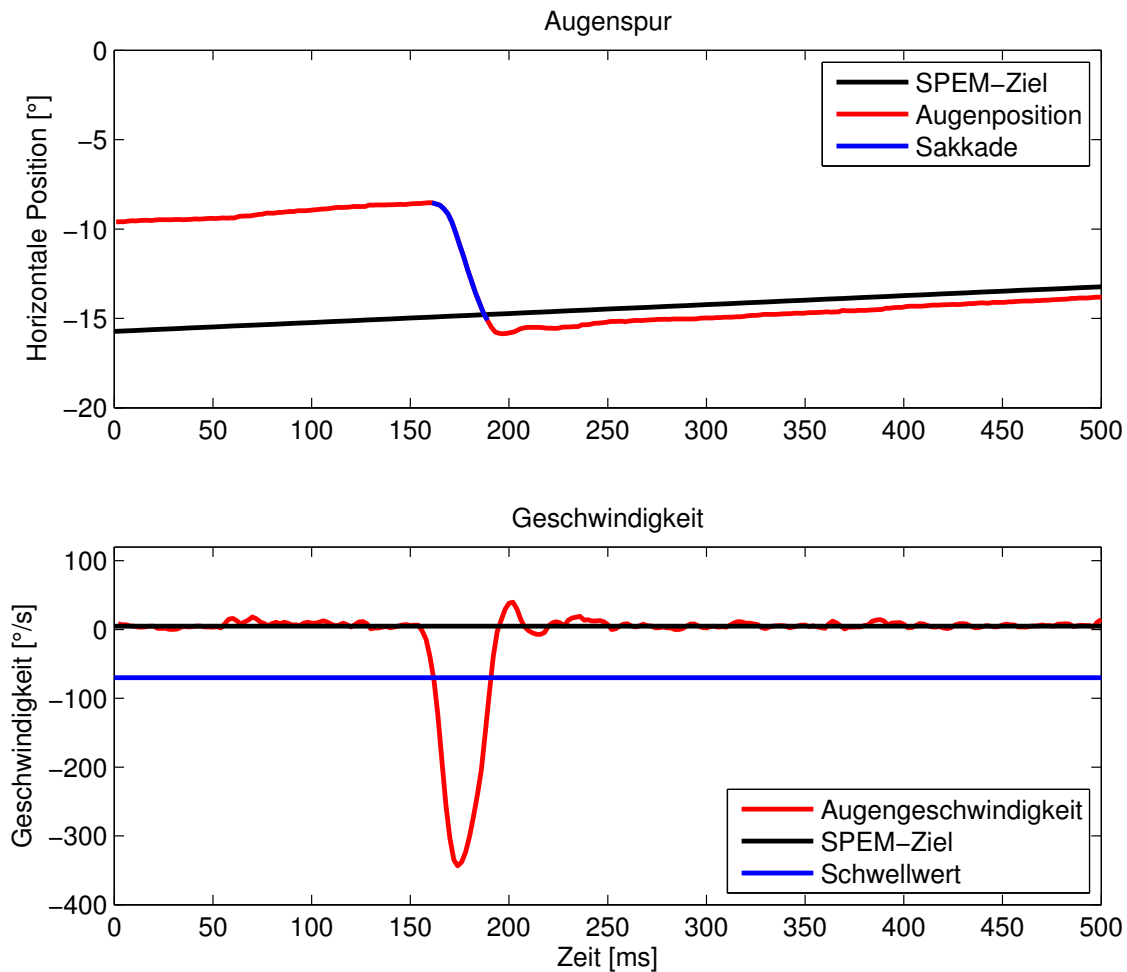
stark beeinträchtigen, wurden Durchgänge, bei denen in einem Zeitfenster von 100 ms vor und bis 100 ms nach der Präsentation der Stimuli Sakkaden auftraten, von der weiteren Analyse ausgeschlossen. Zunächst wurde die Augengeschwindigkeit der Probanden bestimmt. Dazu wurde mittels einer linearen Regression über 5 Augenpositionen  $[t, x]$  die Steigung  $m$  dieser 5 Punkte bestimmt. Die Steigung dieser Regressionsgeraden entspricht der Augengeschwindigkeit zum Zeitpunkt  $t$ . Als Kriterium für eine Sakkade wurde ein Schwellwert festgelegt. Um als Sakkade erkannt zu werden, musste die Augengeschwindigkeit für mindestens 10 ms ( $\geq 5$  Datenpunkte) dreimal größer sein als die maximale Geschwindigkeit des Lokalisationsziels.

$$v_{Schwelle} = 3 \cdot v_{max} = 3 \cdot 26,6 \frac{^\circ}{s} = 79,8 \frac{^\circ}{s} \quad (2.1)$$

Damit wurden auch Mikrosakkaden erkannt, die größer oder gleich einem  $^\circ$ Sehwinkel waren (vgl. Carpenter (1988)).

### Testen auf Normalverteilung

Für eine Vorhersage nach den Gleichungen 1.1 und 1.2 ist es notwendig, dass die Daten normalverteilt sind. Um die Daten auf Normalität zu testen, wurden zunächst empirische Q-Q-Plots erstellt. Ein Vergleich verschiedener Tests auf Normalverteilung findet sich bei Shapiro et al. (1968). Abbildung 2.5 (a) zeigt den Q-Q-Plot eines Beispielsamples. Der Test auf Normalität der Daten mit einem Shapiro-Wilk-Test ergab, dass keine Normalität vorlag ( $p < 0,001$ ).



**Abbildung 2.4:** In der oberen Abbildung ist eine Augenspur zu sehen. Der blau eingezeichnete Bereich wurde vom Algorithmus (s. Kapitel 2.1.3) als Sakkade auf das SPEM-Ziel (schwarz) detektiert. In der unteren Abbildung ist die Geschwindigkeit dieser Daten gegen die Zeit aufgetragen.

Man erkennt allerdings sehr gut einen Ausreißer in den Daten. Ein Datenpunkt liegt mehr als  $30^\circ$  vom Rest der Daten entfernt. An dieser Stelle hat sich die Versuchsperson mit hoher Wahrscheinlichkeit bei der Eingabe im Linealstimulus vertippt. Um diese Ausreißer aus der Analyse rauszunehmen, wurden Datenpunkte, die drei empirische Standardabweichungen  $\sigma$  vom arithmetischen Mittel der Verteilung abwichen aus der Verteilung entfernt. Danach wurde mit den korrigierten Daten erneut die Standardabweichung und das arithmetische Mittel bestimmt und Datenpunkte die mehr als  $3 \cdot \sigma$  vom arithmetischen Mittel Abstand hatten entfernt. Anschließend wurde von den von Ausreißern befreiten Daten erneut das arithmetische Mittel und die Standardabweichung bestimmt. Der Q-Q-Plot der korrigierten Daten (Abb. 2.5 (b)) zeigt dass die Quantile des Datensamples nach der Ausreißerkorrektur gut mit den Quantilen der Standardnormalverteilung übereinstimmen. Ein Shapiro-Wilk-Test bestätigte, dass die Daten keine signifikanten Unterschiede mit einer Normalverteilung mehr haben ( $P = 0,49$ ).

### Konfidenzintervall einer linearen Regression

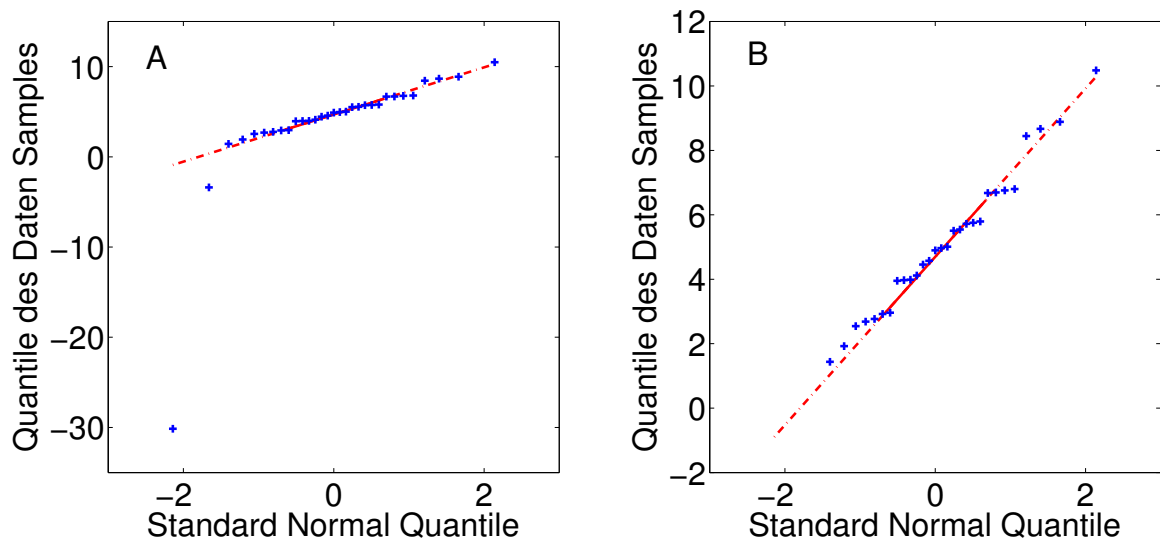
In diesem Experiment wurde die Qualität der Vorhersage der bimodalen Lokalisation nach Gleichung 1.2 unter anderem mittels einer linearen Regression getestet (Hartung et al., 2005). Die Regressionsgerade

$$f(x) = m \cdot x + b \quad (2.2)$$

wurde über die Methode der kleinsten Quadrate aus den empirischen Daten  $X$  und  $Y$  geschätzt (Hartung et al., 2005). Über ein Bootstrapverfahren (Efron, 1979) wurden die gepaarten empirischen Daten  $X$  und  $Y$  mit  $N = 10^4$  resampled. Für diese  $N = 10^4$  Datensätze wurde erneut per Regression die Werte für die Steigung  $m_i^*$  und  $b_i^*$  bestimmt. Aus den so erhaltenen Datensätzen  $m^*$  und  $b^*$  wurden die 95 % Konfidenzintervalle der Parameter  $m$  und  $b$  bestimmt. Mittels eines t-Tests wurde überprüft, ob sich  $m^*$  signifikant von der Identität unterschied. Der Determinationskoeffizient

$$R^2 = \frac{\text{cov}(X, Y)^2}{\sigma(X)^2 \sigma(Y)^2} \quad (2.3)$$

wurde ebenfalls aus den empirischen Daten bestimmt.



**Abbildung 2.5:** Hier sind Q-Q-Plots eines Beispielsamples abgebildet. In den unkorrigierten Daten (A) sind mehrere Ausreißer zu erkennen. Nach der Korrektur (B, siehe Text) sind diese entfernt.

## 2.2 Methoden B - Beschleunigung während glatter Augenfolgebewegungen

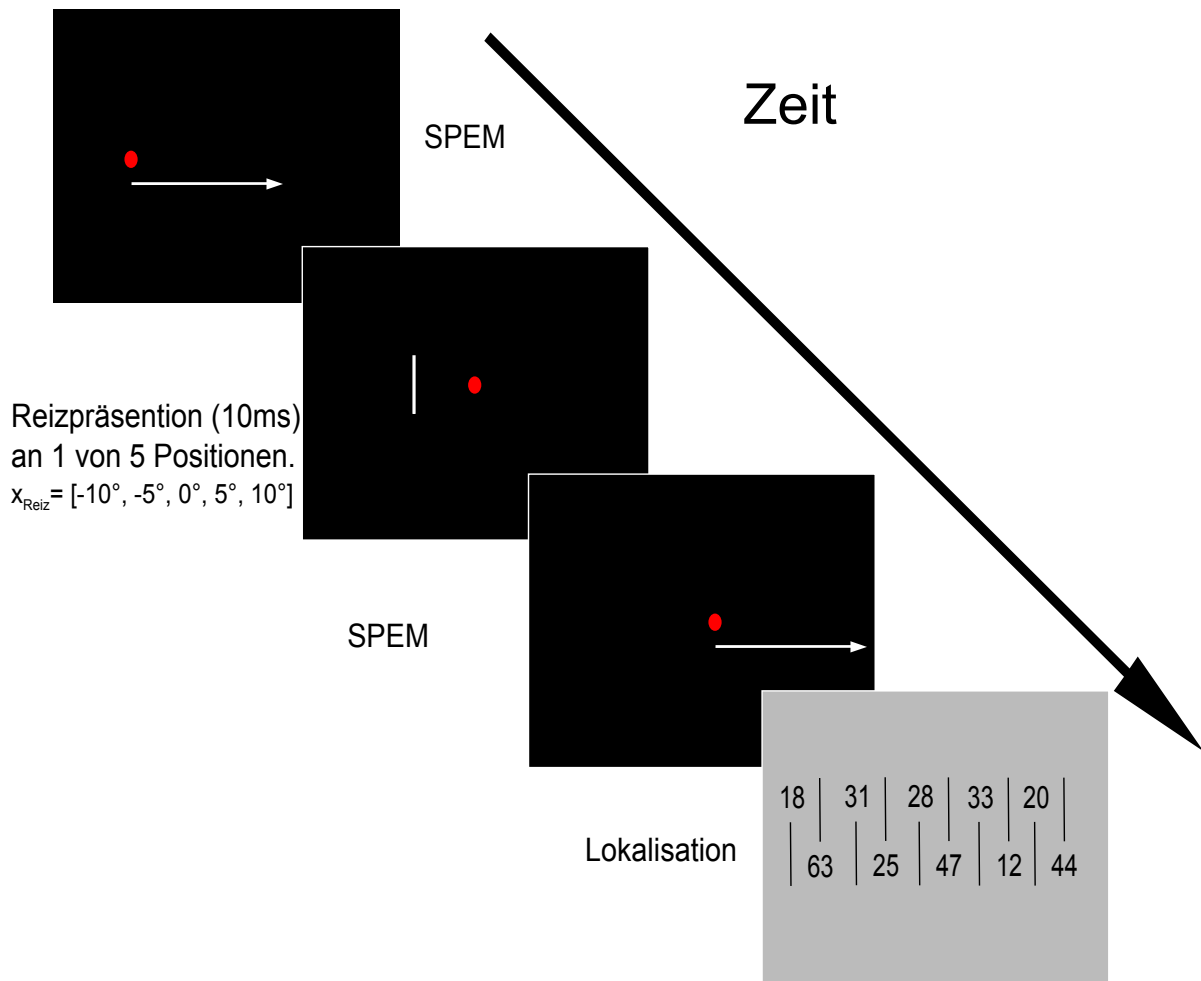
### 2.2.1 Versuchsaufbau B

#### Versuchspersonen

An dem Experiment nahmen 8 Versuchspersonen teil (2 männlich,  $\bar{\phi} \approx 23,2$  Jahre). Alle Probanden hatten normales Sehvermögen oder ihre Sehkraft wurde durch Sehhilfen auf emmetropisches Sehen korrigiert. Alle Versuche wurden in Übereinstimmung mit der Deklaration von Helsinki durchgeführt. Die Versuchspersonen gaben vor dem Versuch ihr schriftliches Einverständnis zu den Versuchsbedingungen. Pro Versuchsperson und Bedingung wurden je 120 Durchgänge durchgeführt. Dies führte bei 40 Bedingungen zu  $N_{\text{Gesamt}}/\text{Proband} = 4800$ .

#### Versuchsaufbau im Experiment B

Der Versuchsaufbau war weitgehend analog zu dem in Kapitel 2.1. Die Probanden bekamen die Stimuli über den CRT-Projektor auf eine  $70^\circ \times 55^\circ$  große Leinwand projiziert. In diesem Experiment kam das Pendel (Abb. 2.2) nicht zum Einsatz. Die Augenposition wurde ebenfalls mit den Infrarotkameras des *EyeLink II* aufgezeichnet. Die Kalibrierung erfolgte analog zu Kapitel 2.1. Die Stimuli wurden mittels OpenGL-Grafiken über die Neurostim Plattform generiert (Krekelberg et al., 2012). Die Probanden sollten in einem Durchgang eine glatte Augenfolgebewegung auf ein rotes visuelles Ziel (SPEM-Ziel,  $\phi = 0,4^\circ$ ;  $4,2 \text{ Cd/m}^2$ ) durchführen. Im Verlauf dieser glatten Augenfolgebewegung wurde ein Lokalisationsreiz (weißes Rechteck  $0,5^\circ \times 4,0^\circ$ ;  $12 \text{ Cd/m}^2$ ) für eine Bildwiederholung (10 ms) präsentiert. Zu diesem Zeitpunkt  $t_{\text{Reiz}}$  passierte das SPEM-Ziel auf seiner Trajektorie die Koordinate  $x_{\text{SPEM-Ziel}} = 0^\circ$ , anschließend bewegte sich das SPEM-Ziel mit der jeweiligen Beschleunigung weiter. Das SPEM-Ziel wurde an einer von fünf möglichen Positionen  $x_{\text{Stimulus}} = [-10^\circ, -5^\circ, 0^\circ, 5^\circ, 10^\circ]$  präsentiert. In der Abbildung 2.6 ist das Paradigma in schematischer Form abgebildet. Um den Einfluss der Augenbeschleunigung auf die Lokalisation zu untersuchen, hatte das SPEM-Ziel fünf verschiedene Trajektorien mit unterschiedlichen Beschleunigungen ( $a_{\text{SPEM-Ziel}} = [-50^\circ/\text{s}^2, -25^\circ/\text{s}^2, 0^\circ/\text{s}^2, 25^\circ/\text{s}^2, 50^\circ/\text{s}^2]$ , vgl. Abbildungen 2.7 und 2.8). Alle Bedingungen wurden pro Sitzung in einer pseudorandomisierten Reihenfolge präsentiert. Am Nulldurchgang  $x_{\text{SPEM-Ziel}} = 0^\circ$  hatte das SPEM-Ziel immer die Geschwindigkeit  $v_{\text{SPEM-Ziel}} = 20^\circ/\text{s}$ . Bei negativer Beschleunigung wurde die Geschwindigkeit ab  $v_{\text{SPEM-Ziel}} = 5^\circ/\text{s}$  konstant gehalten, um eine Richtungsänderung des Zielstimulus zu vermeiden. Die untersuchte Richtung der glatten Augenfolgebewegung war immer von links nach rechts. Um diese Parameter konstant zu halten, wurden die Parameter Startort  $x_{\text{start}}$ , Startgeschwindigkeit  $v_{\text{start}}$  und der Zeitpunkt  $t_{\text{Reiz}}$  der Präsentation des Lokalisationsstimulus variiert. Nachdem das SPEM-Ziel ausgeblendet wurde, erschien ein Linealstimulus (siehe Kapitel 2.1.2, Abb. 2.3), über den die Versuchspersonen die wahrgenommene Position des Stimulus eingeben sollten.



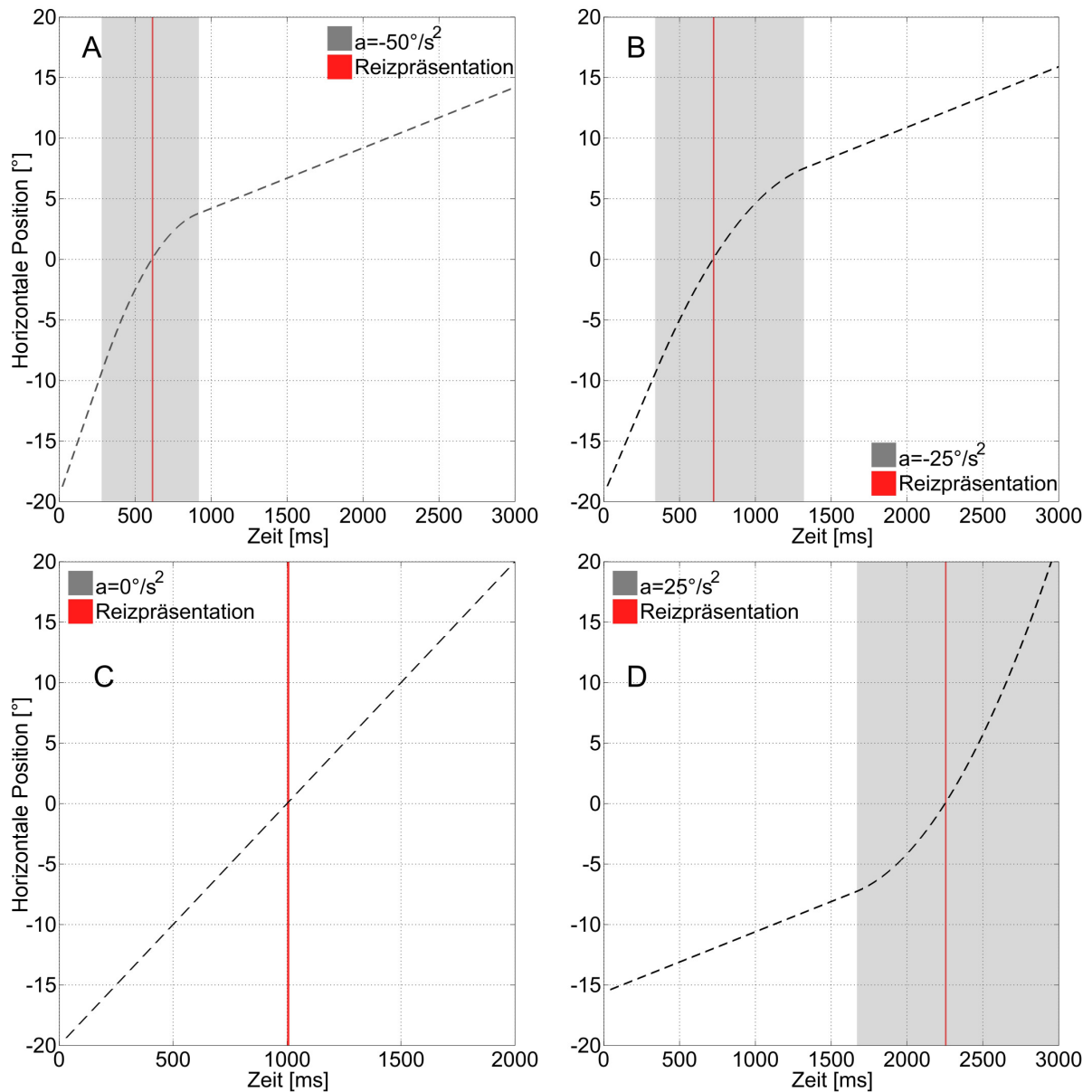
**Abbildung 2.6:** Schema des Paradigma eines Versuchsdurchgangs. Die Probanden machten eine glatte Augenfolgebewegung auf das SPEM-Ziel. Dieses bewegte sich mit verschiedenen Trajektorien von links nach rechts (vgl. Abbildungen 2.7 und 2.8). Wenn das SPEM-Ziel die Koordinate  $x_{\text{SPEM-Ziel}} = 0^\circ$  passierte, wurde an einer von 5 möglichen Positionen für eine Bildwiederholung ein Lokalisationsreiz dargeboten. Die Probanden führten die glatte Augenfolgebewegung bis zum Verschwinden des SPEM-Ziels weiter aus. Anschließend gaben sie die wahrgenommene Position über ein Linealstimulus an (s. Text).

### Kontrolluntersuchungen mit $v(t_{\text{Reiz}}) = 0^\circ/s$

Es wurden drei Kontrollexperimente durchgeführt, die ebenfalls in pseudorandomisierter Reihenfolge präsentiert wurden. Zum einen sollten die Versuchspersonen ein unbewegtes Ziel fixieren (*Fixationsziel*). Nach 2000 ms wurde dann an einer der 5 Positionen der Lokalisationsreiz präsentiert (Abb. 2.6 und 2.8 (B)). Bei den anderen beiden Bedingungen bewegte sich das Pursuitziel zunächst von links nach rechts. Dabei hatte es eine negative Beschleunigung  $[-25^\circ/s^2; -50^\circ/s^2]$ , sodass sich am Punkt  $x(t_{\text{Reiz}}) = 0^\circ$  die Richtung änderte. Zum Zeitpunkt der Reizpräsentation hatte das SPEM-Ziel also die Geschwindigkeit  $v(t_{\text{Reiz}}) = 0^\circ/s$  und

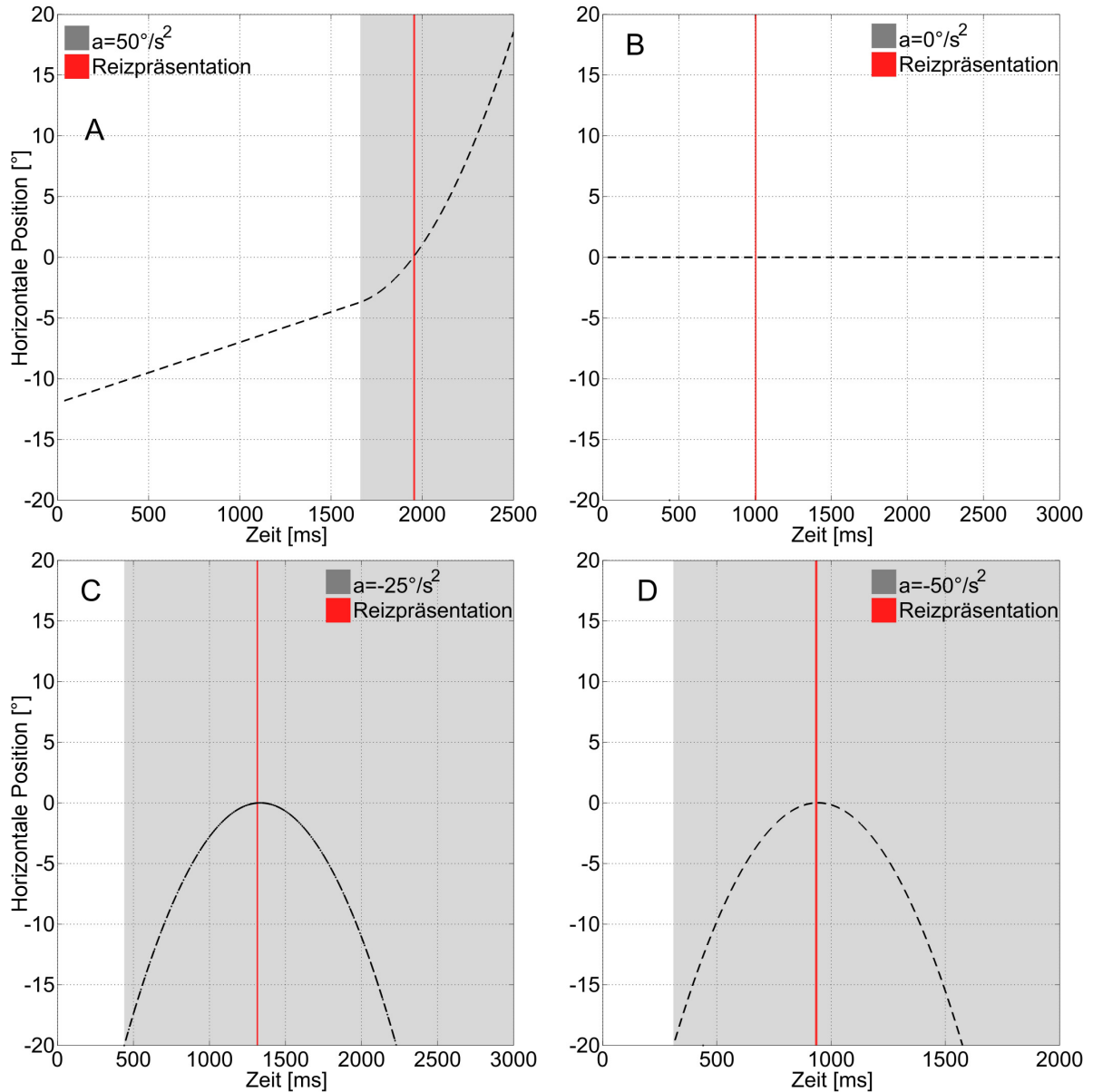


## 2.2 Methoden B - Beschleunigung während glatter Augenfolgebewegungen



**Abbildung 2.7:** Trajektorien in den verschiedenen beschleunigten Bedingungen. Die konstanten Parameter waren die Geschwindigkeit  $v_{t_{Reiz}} = 20^\circ/s$  beim Nulldurchgang  $x_{t_{Reiz}} = 0^\circ$ . Die weiteren Parameter wurden im Rahmen dieser Randbedingungen variiert. Siehe auch die restlichen Bedingungen in Abbildung 2.8.

danach setzte es seine beschleunigte Bewegung in die andere Richtung von rechts nach links fort (vgl. Abb. 2.8 (C) und (D)). Diese beiden Kontrollen werden als “Bouncing-Bedingungen” definiert.



**Abbildung 2.8:** Trajektorien in den verschiedenen Bedingungen. Es gelten die gleichen Konventionen wie in Abbildung 2.7. In der Abbildung (a) betrug die Geschwindigkeit  $v_{t_{Reiz}} = 20^\circ/s$ . Die anderen Bedingungen sind Kontrollen mit  $v_{t_{Reiz}} = 0^\circ/s$ . Dabei sollten die Probanden entweder ein unbewegtes Ziel fixieren (B), oder das SPEM-Ziel änderte seine Richtung zum Zeitpunkt  $t_{Reiz}$  (C),(D).

### 2.2.2 Datenanalyse im Experiment B

#### Analyse der Augenbewegungsdaten

Die mit dem EyeLink II aufgenommenen Daten wurden offline mit selbstentwickelter Software unter Matlab (The Mathworks, Inc.) analysiert. Ein Sakkadendetektor (vgl. Kapitel 2.1.3

Sakkadendetektor) stellte sicher, dass 100 ms vor bis 100 ms nach der Präsentation des Lokalisationsreizes keine Sakkaden gemacht wurden. Durchgänge, bei denen die Versuchspersonen in diesem Zeitfenster Sakkaden ausgeführt hatten, wurden von der weiteren Analyse ausgeschlossen. Wenn das Auge des Probanden sich in diesen Zeitfenstern von dem SPEM-Ziel um mehr als  $2^\circ$  unterschied, wurde der Durchgang ebenso von der Analyse ausgeschlossen. Der Quotient aus Augengeschwindigkeit und der Geschwindigkeit des SPEM-Ziels wird hier als *Gain* der glatten Augenfolgebewegung definiert (Carpenter, 1988).

$$Gain = \frac{v_{Auge}}{v_{Ziel}} \quad (2.4)$$

Dieser wurde in diesem Experiment im Intervall von 100 ms vor der Präsentation des Lokalisationsreizes bis 100 ms nach der Präsentation berechnet.

$$Gain = \frac{\sum_{t_{Reiz}-100ms}^{t_{Reiz}+100} v_{Auge}}{\sum_{t_{Reiz}-100ms}^{t_{Reiz}+100} v_{SPEM-Ziel}} \quad (2.5)$$

Zum Zeitpunkt der Präsentation des Lokalisationsreizes wurde mit dem Gain ein Maß für die Güte der glatten Augenfolgebewegung bestimmt.

### Auswertung der Lokalisationsdaten

Die Lokalisationsdaten wurden nach mehreren Kriterien ausgewertet. Um den Einfluss der Exzentrizität der Stimuli auf die Lokalisation zu bestimmen, wurden die Antworten der Versuchspersonen pro Bedingung separat analysiert. Anschließend wurden die Daten auf Ausreißer getestet und korrigiert (vgl. Kapitel 2.1.3). Von den korrigierten Daten wurden das arithmetische Mittel und die zugehörige Streuung als Schätzer für die Standardabweichung sowie das 95 % Konfidenzintervall des Mittelwerts bestimmt. Die Mittelwerte der Fehllokalisierung wurden dann in Pfeil-Abbildungen gegen die physikalische Position der Lokalisationsstimuli aufgetragen. Als Signifikanztests wurden ANOVAs und t-Tests verwendet (Hartung et al., 2005).

Um den Effekt der Augenbeschleunigung zum Zeitpunkt der Präsentation des Lokalisationsstimulus auf die Wahrnehmung zu untersuchen, wurde die Augenspur zunächst auf Sakkaden getestet (s. Kapitel 2.1.3). Die Versuchsdurchgänge, die in einem Zeitfenster von  $\pm 100$  ms um die Präsentation des Lokalisationsziels Sakkaden enthielten, wurden von der weiteren Analyse ausgenommen. Aus den Augenpositionsdaten wurde mittels 5-Punkt-Regression die Geschwindigkeit  $v(t_i)$  in einem Durchgang berechnet. Aus den so ermittelten Geschwindigkeitsdaten wurde die Steigung  $a'(t_i)$  dieser Daten erneut mittels einer 5-Punkte-Regression bestimmt. Die so berechneten Augenbeschleunigungsdaten  $a'(t_i)$  wurden im Anschluss bei einer Abbruchfrequenz von  $f_C = 7,5$  Hz mittels "Windowed-sinc-Filtern" (Smith, 1998) tiefpassgefiltert. Um den Filterkernel zu berechnen, wurde eine sinc-Funktion

$$h[i] = \frac{\sin(2\pi f_C i)}{i\pi} \quad (2.6)$$

der Länge  $M$  mit einem *Blackman Window* (Smith, 1998) multipliziert. So ergab sich der

Filterkernel

$$h[i] = K \cdot \frac{\sin(2\pi f_C(i - M/2))}{i - M/2} \left[ 0,42 - 0,5\cos\left(\frac{2\pi i}{M}\right) + 0,08\cos\left(\frac{4\pi i}{M}\right) \right] \quad (2.7)$$

wobei  $K$  einen Normierungsfaktor darstellt. Um bei  $i = M/2$  nicht durch Null zu teilen, wurde  $h[M/2] = 2\pi f_C K$  gesetzt (Smith, 1998). Dieser Kernel wurde mit dem Signal  $a'(t)$  gefaltet und so die tiefpassgefilterte Beschleunigung  $a$  bestimmt

$$a(t) = h * a'(t) \quad (2.8)$$

Pro Versuchsdurchgang lag damit eine Augenbeschleunigung zum Zeitpunkt der Präsentation des Lokalisationsreizes vor. Die Frequenzanteile  $> f_C$  wurden so aus dem Signal gefiltert, ohne dass ein frequenzabhängiger Zeitversatz des gefilterten Signals auftrat, wie es bei analogen Filtern wie dem Butterworth-Filter der Fall ist. Abbildung 2.9 zeigt die Analyse für einen exemplarischen Durchgang.

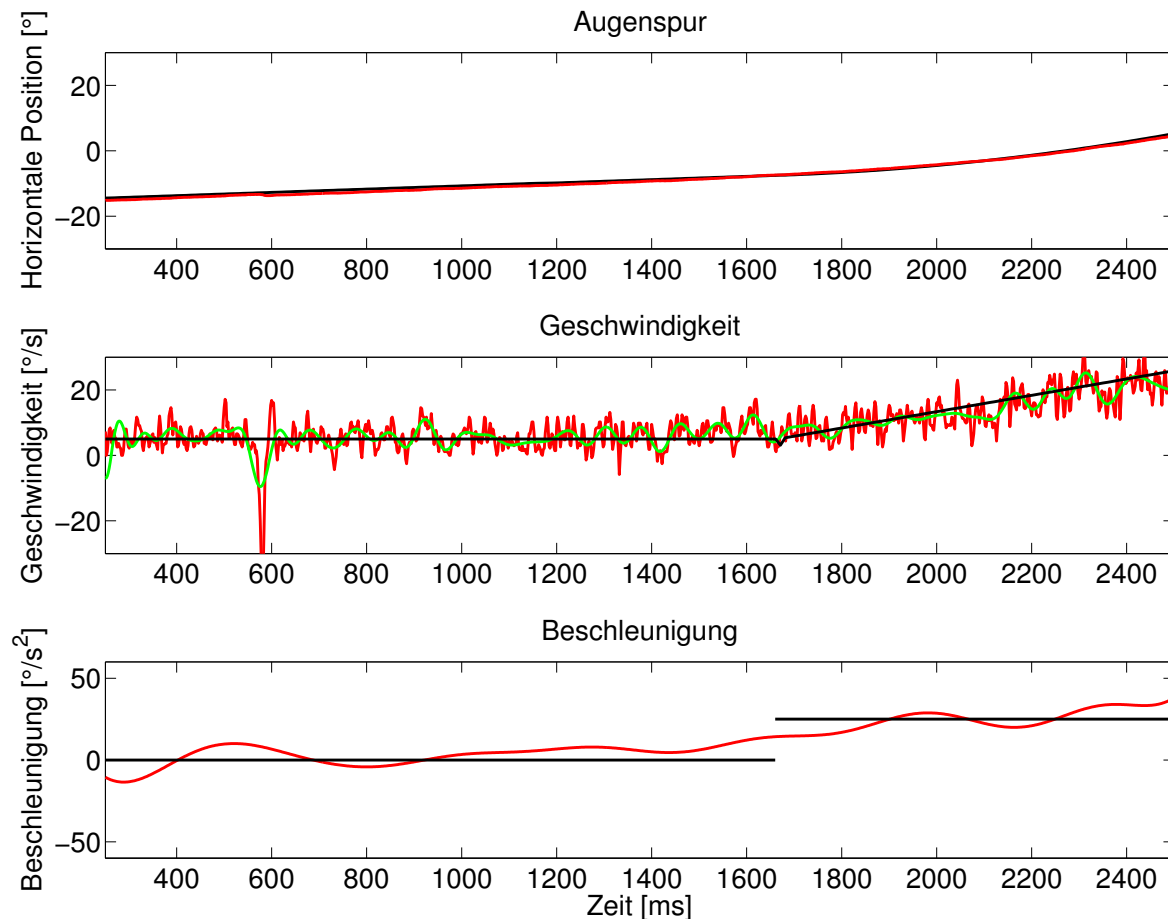
Aus der Literatur ist bekannt, dass die Exzentrizität eines Lokalisationsstimulus einen signifikanten Einfluss auf die Wahrnehmung eines solchen besitzt (van Beers et al., 2001). Pro Beschleunigungsbedingung variierte die Anzahl korrekter Durchgänge je nach Exzentrizität aufgrund der Ausschlusskriterien. Beispielsweise bei Versuchsperson 08 wurden in der Beschleunigungsbedingung  $a = 25^\circ/s^2$  für den Lokalisationsreiz an der Exzentrizität  $x = -10^\circ$  115 korrekte Durchgänge gefunden, an der Exzentrizität  $x = -5^\circ$  aber 118. Dann wurden in einem pseudorandomisierten Verfahren für die Exzentrizität  $x = -5^\circ$  drei Durchgänge entfernt, so dass für beide Bedingungen gleich viele, also 115 korrekte Durchgänge vorlagen. Danach wurden die Daten nach der Größe der Augenbeschleunigung zur Zeit  $t_{Reiz}$  sortiert und um Ausreißer korrigiert (vgl. Kapitel 2.1.3). Zur Auswertung der Lokalisationsdaten  $E(a)$  wurde ein “gleitender Mittelwert” (Smith, 1998) berechnet ( $a \pm 12,5^\circ/s^2$ ). Für einen Datenpunkt eines Lokalisationsfehlers  $E(a)$  wurden also die Lokalisationsantworten der Beschleunigung im Intervall  $[a - 12,5^\circ/s^2; a + 12,5^\circ/s^2]$  gemittelt. Die Daten wurden mittels einer ANOVA auf statistisch signifikante Unterschiede getestet. In die statistische Analyse wurden die Lokalisationsantworten an den zugehörigen fünf verschiedenen Beschleunigungen  $a_{Auge} / [^\circ/s^2] = [-50; -25; 0; 25; 50]$  einbezogen.

Die Abhängigkeit des Lokalisationsfehlers  $E(v)$  von der Augengeschwindigkeit  $v_{Auge}$  wurde analog zu der Analyse der Beschleunigungsdaten durchgeführt. Um den Einfluss weiterer Parameter wie der Beschleunigung des Auges auszuschließen, wurde nur die Bedingung, bei der die Geschwindigkeit des SPEM-Ziels

$$v_{SPEM-Ziel} = 20^\circ/s = konst. \quad (2.9)$$

war, analysiert. Die per Regression bestimmten Augengeschwindigkeiten wurden digital bei einer Abbruchfrequenz von 100 Hz mit “Windowed-sinc-Filtern” tiefpassgefiltert. Um pro Exzentrizität der Lokalisationstimuli die gleiche Anzahl an Datenpunkten zu bekommen, wurde in pseudorandomisierter Weise um die Anzahl der Datenpunkte korrigiert (s. Beispiel oben). Pro Exzentrizitätsbedingung lag nach der Korrektur die gleiche Anzahl an Datenpunkten vor. Man hat dann also Datenpaare  $[v_{Auge}; \Delta E]$ . Nach einer Kontrolle auf Ausreißer (s. Kapitel

2.1.3), wurden die Daten nach Größe der Augengeschwindigkeit sortiert. Für die Daten  $E(v)$  wurde ein “gleitender Mittelwert” in einem Intervall von  $(v \pm 2, 5^\circ/s)$  berechnet (Smith, 1998). Um den Einfluss der Augengeschwindigkeit auf die Lokalisation zu quantifizieren wurde eine lineare Regression über alle Datenpunkte berechnet. Dazu wurde der zugehörige Determinationskoeffizient  $R^2$  bestimmt (Gleichung 2.3).



**Abbildung 2.9:** Beispiel der Analyse der Okulomotorik eines Durchgangs mit  $25^\circ/s^2$  Beschleunigung. In den drei Graphen sind die Augen- und Stimulusposition, die Augen- und Stimulusgeschwindigkeit und die Augen- und Stimulusbeschleunigung gegen die Zeit aufgetragen. Die Stimulusdaten sind immer in Schwarz dargestellt. In der oberen Grafik ist die Augenspur in Rot dargestellt. Bei den Augengeschwindigkeitsdaten stellt die rote Linie die per Regression (s. Text) bestimmte Augengeschwindigkeit dar. Die Daten der grünen Linie illustrieren den “Windowed-sinc-Tiefpassfilter” bei einer Abbruchfrequenz von  $f_c = 100$  Hz. Die rote Linie bei den Beschleunigungsdaten zeigt die Augenbeschleunigung während eines Durchgangs an.

## 2.3 Methoden C - Extrazelluläre Einzelzellableitung im Areal V4

### 2.3.1 Versuchsaufbau C

#### Vorbereitung und Ableitung

In diesem Experiment wurden bei einem männlichen Affen (Gewicht  $\varnothing \approx 10,2 \text{ kg}$ ) im Areal V4 neuronale Aktivität abgeleitet. Die Vorbereitung, Ableitungen und Tierhaltung wurden in Übereinstimmung mit deutschen und europäischen Recht durchgeführt und waren in Übereinstimmung mit den Richtlinien des vom NIH herausgegebenen *Guide for the Care and Use of Laboratory Animals*, 1996. Die Vorbereitungen zu den Ableitungen fanden unter sterilen Bedingungen und Vollnarkose statt. Mit stereotaxischen Methoden wurden die Standardkoordinaten des Areals V4 identifiziert und eine kreisrunde Kammer mit 10 mm Durchmesser auf den Schädel implantiert. Das Tier wurde nach der Operation mit Antibiotika und Analgetika versorgt. Das Innere der Kammer wurde nach jeder Ableitung mit Silikon versiegelt, um Gewebewachstum zu vermeiden und die Sterilität der Kammer zu sichern (Spitler und Gothard, 2008). Während des Experiments wurde der Affe über drei implantierte, kleine Titanbolzen kopffixiert. Abgeleitet wurde extrazellulär im Areal V4 in der rechten Hemisphäre. Es wurden Mikroelektroden (Impedanz  $1 - 2 \text{ M}\Omega$  bei  $1000 \text{ Hz}$ ) aus einer  $5 \times 1$ -Matrix bis zu einer Tiefe von  $3000 \mu\text{m}$  (typischerweise  $[600 - 1000] \mu\text{m}$ ) in den Kortex eingefahren. Die Aktivität wurde mit Hardware von *Alpha Omega Engineering (Nazareth, Israel)* bei einer Samplefrequenz von  $12,5 \text{ kHz}$  aufgezeichnet. Es wurde Einzelzellaktivität (engl. *single unit activity*, SUA) in V4 in der rechten Hemisphäre aufgezeichnet. Für die Aufzeichnung der SUAs wurden die Signale bandpassgefiltert ( $250 \text{ Hz} - 6 \text{ kHz}$ ). Nachdem die erste Aktivität gemessen wurde, wurden die Zellen isoliert und anhand ihrer Wellenform, d.h. der individuellen Form des Aktionspotentials, sortiert. Es wurden die Signale von 23 Zellen analysiert.

#### Versuchsaufbau

Der Affe saß in einer dunklen Kammer in einem Primatenstuhl ( $< 0,1 \text{ Cd/m}^2$ ). Der Abstand der Augen zur Leinwand betrug  $108 \text{ cm}$ . Die Breite und Höhe der Leinwand betrug  $133,6 \text{ cm} \times 109,0 \text{ cm}$ , was einer Dimension von  $63,5^\circ \times 53,6^\circ$  entspricht. Bei dem Abstand und einer Auflösung von  $864 \times 1152$  Pixeln betrug die Breite eines Pixels abhängig vom Abstand  $[x, y]$  der Bildschirmmitte in der Horizontalen

$$\frac{360^\circ \cdot 133,6 \text{ cm}}{2\pi \cdot \frac{108 \text{ cm}}{\cos(\text{atan}(x/108 \text{ cm}))} \cdot 1152 P_x} = 0,0615 \cdot \cos(\text{atan}(x/108 \text{ cm})) \left[ \frac{^\circ}{P_x} \right] \quad (2.10)$$

Analog dazu, ist das Ergebnis in der Vertikalen

$$\frac{360^\circ \cdot 109,0 \text{ cm}}{2\pi \cdot \frac{108 \text{ cm}}{\cos(\text{atan}(y/108 \text{ cm}))} \cdot 864 P_x} = 0,0669 \cdot \cos(\text{atan}(y/108 \text{ cm})) \left[ \frac{^\circ}{P_x} \right] \quad (2.11)$$

Die Blickrichtung des Affen wurde mit Infrarotkameras bei einer Abtastfrequenz von 500 Hz aufgezeichnet (*EyeLink II*, SR Research, Ontario Kanada). Vor Beginn einer Messsitzung wurde die Blickrichtung über ein  $3 \times 3$ -Punktraster kalibriert und anschließend über ein leicht verschobenes  $3 \times 3$ -Raster validiert.

### Stimuli

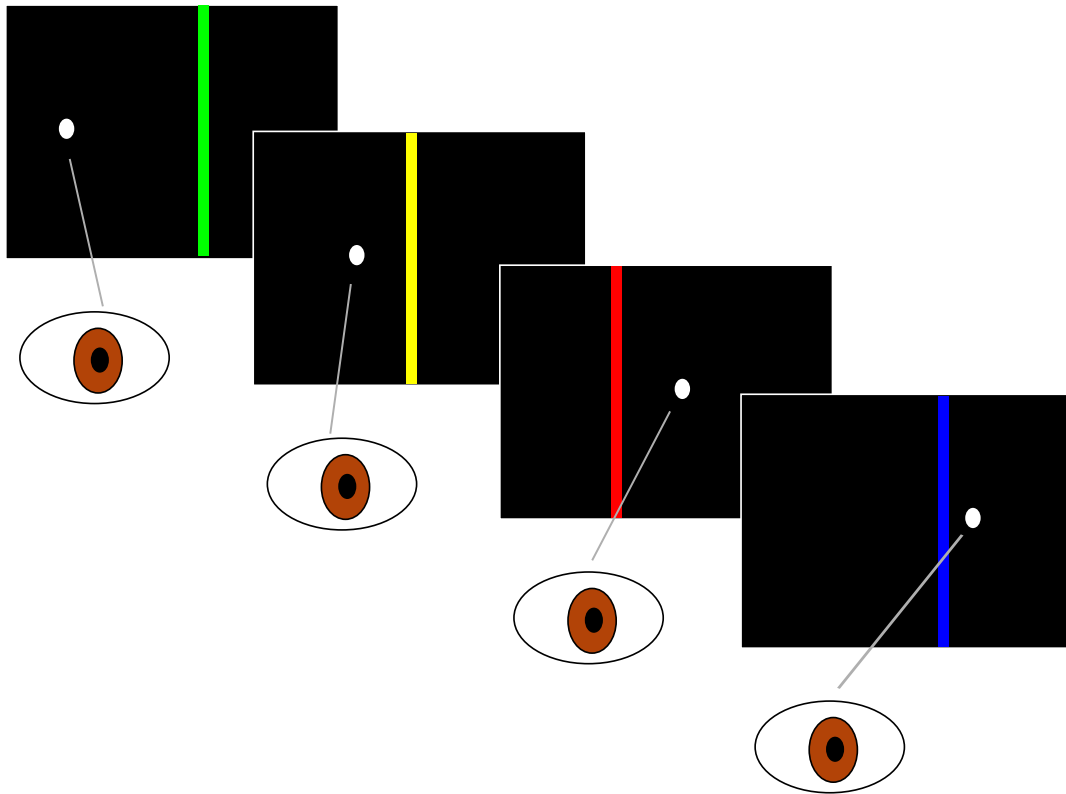
Der Affe wurde darauf trainiert einen weißen Punkt ( $3,12 \text{ Cd/m}^2$ ) mit einem Durchmesser von  $\varnothing = 0,2^\circ$  ( $:= \text{Target}$ ) zu fixieren oder SPEM mit dem Target als visuellem Ziel durchzuführen. In pseudorandomisierter Reihenfolge sollte der Affe entweder das Target fixieren oder glatte Augenfolgebewegungen auf das Target durchführen. Die Richtung der glatten Augenfolgebewegung war in der Regel von links nach rechts bei einer Geschwindigkeit von  $7,5^\circ/\text{s}$ . Eine Untergruppe von Neuronen (11/23) wurde während SPEM in beide Richtungen getestet. Ein Durchgang begann, sobald der Affe das Target fixiert hatte (Fixationsfenster  $\pm 2^\circ$ ). In den Fixationsbedingungen wurde das Fixationsziel randomisiert an verschiedenen Positionen entlang der SPEM Trajektorie projiziert. Ein Durchgang galt als korrekt, wenn der Affe die Fixation bzw. glatte Augenfolgebewegung für 5000 ms innerhalb des Fixationsfensters aufrechterhalten hatte. Bei Erfolg wurde dem Tier eine flüssige Belohnung gegeben. Während Fixation oder glatten Augenfolgebewegung wurde mit isoluminanten, vertikalen Balken bei 100 Hz stimuliert (Stimulationsdurchgang). In der Vertikalen füllten die Balken die gesamte Leinwand aus. Die horizontale Breite der Stimuli betrug  $1,5^\circ$ . Die Balken hatten randomisiert eine von fünf verschiedenen Farbspektren bei einer physikalischen Luminanz von  $0,37 \text{ Cd/m}^2$ . Im  $CIE_{xy}$  Farbraum von 1931 waren die Koordinaten der Stimuli (Rot:  $x=0,628$   $y=0,352$ ; Grün:  $x=0,338$   $y=0,557$ ; Blau:  $x=0,145$   $y=0,076$ ; Gelb:  $x=0,428$   $y=0,491$  und Grau:  $x=0,334$   $y=0,351$ ). Diese vertikalen Balken wurden an einer pseudorandomisierten Position in einem Bereich von  $\pm 15^\circ$  um das Target präsentiert. Farbe und Position der Balken änderte sich pro Bildwiederholung. Abbildung 2.10 zeigt schematische das Paradigma. Es wurden ebenfalls Durchgänge ohne Stimulation durch die Balken durchgeführt (Kontrolldurchgang). Diese Durchgänge wurden in einem Verhältnis Kontrolle/Stimulation von 1:5 in pseudorandomisierter Reihenfolge dargeboten.

### 2.3.2 Datenanalyse im Experiment C

#### Analyse der neuronalen Antworten

Die Aktivität nach Präsentation eines Stimulus wurde in verschiedenen Phasen der glatten Augenfolgebewegung oder während Fixation untersucht. In der ersten Analyse wurde nicht zwischen der Wellenlänge  $\lambda$  der Stimuli differenziert. Der Zeitpunkt der Aktionspotentiale zu einem Zeitpunkt relativ zum Beginn der Augenbewegung (SPEM oder Fixation) wurde bestimmt. Diese Aktionspotentiale wurden als Impulse  $\delta(t - t_0) = 1$  interpretiert. Die Summe  $I$  der Impulse entspricht der Anzahl der Aktionspotentiale in einem Durchgang.

$$I = \sum_{i=1}^I \delta(t - t_i) \quad (2.12)$$



**Abbildung 2.10:** Illustration des Paradigmas. Der Affe führte eine glatte Augenfolgebewegung auf das bewegte SPEM-Ziel aus. Mit jeder Bildwiederholung (10 ms) wurde an einer Position in einem Fenster von  $\pm 15^\circ$  ein isoluminanter Balken mit unterschiedlichen spektralen Eigenschaften präsentiert, die entweder im roten, grünen, blauen, gelben oder weißen Bereich lagen. In den Fixationsbedingungen wurde das Ziel stationär an randomisierten Punkten entlang der SPEM Trajektorie gezeigt.

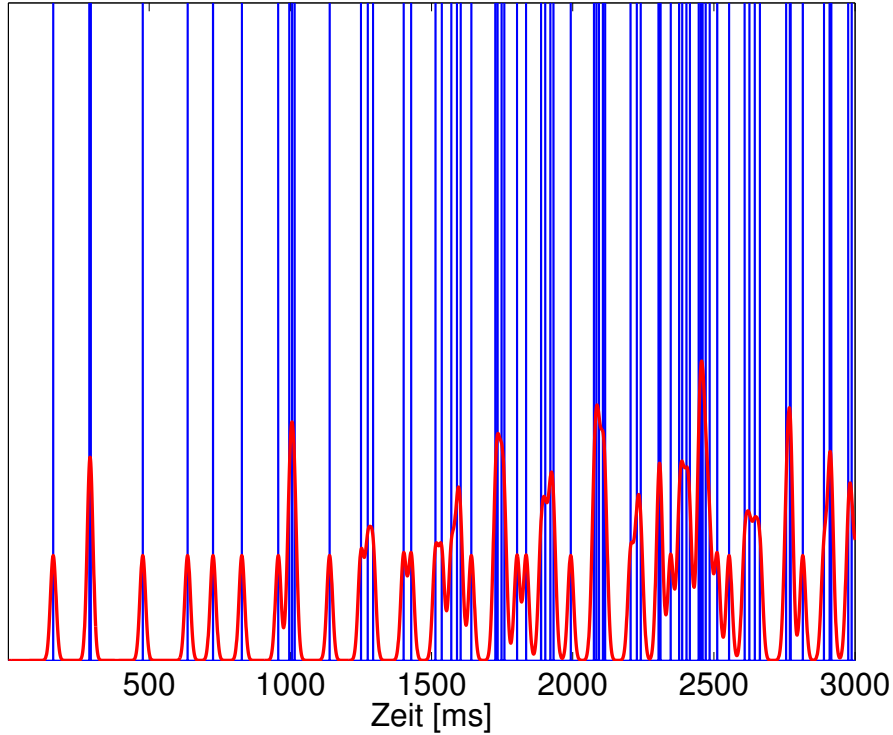
Für jeden Impuls  $\delta_i$  wurde dann eine normierte Normalverteilung  $\mathcal{N}_i(t_i, \sigma)$  mit einer Standardabweichung  $\sigma = 10 \text{ ms}$  errechnet. Bei einem Überlapp der Standardabweichungen von unterschiedlichen Impulsen wurde summiert. Kurz aufeinanderfolgende Impulse hatten so einen großen Überlapp. Es galt für die so berechneten Verteilungen ebenfalls  $\sum_i \mathcal{N}_i = I$ . Abbildung 2.11 zeigt dies für einen exemplarischen Durchgang. Diese neuronale Einzelzellaktivität wurde als Antwort-Impuls-Funktion analysiert. Dafür wurde die Aktivität nach der Präsentation eines Stimulus (chromatischer Balken) als Funktion des Abstands zur Fovea ( $x$ ) und der Zeit nach der Stimuluspräsentation ( $y$ ) gemittelt (PSTH). Dabei wurde die maximale physikalische Genauigkeit gewählt (Pixel  $\times$  ms). So erhielt man eine Karte mit  $x = 174 \text{ Px} \hat{=} 10,7^\circ$  und  $y = 175 \text{ ms}$ .

Um die neuronalen Antworten auf Signifikanz zu testen, wurde eine Gauß-Statistik (z-Werte) berechnet (Hartung et al., 2005). Ein z-Wert gibt die Abweichungen eines Werts  $x$



einer Normalverteilung in Einheiten der Standardabweichung an.

$$z = \frac{x - \mu}{\sigma} \quad (2.13)$$



**Abbildung 2.11:** Beispiel der Analyse der Impulsantworten eines Durchgangs. Impulse sind in Blau eingezeichnet. Zum Zeitpunkt  $t_i$  eines Impulses wurde eine Standardabweichung  $N_i$  berechnet (Rot). Nah aufeinanderfolgende Impulse hatten so überlappende Antworten.

Ein z-Wert von 1 entspricht also dem Abstand einer Standardabweichung  $\sigma$  vom Mittelwert  $\mu$ . Für eine Stichprobenfunktion  $\bar{X}$  gilt

$$Z = \frac{\bar{X} - \mu_0}{\sigma / \sqrt{n}} \quad (2.14)$$

mit dem Vertrauensbereich des Mittelwerts  $\sigma / \sqrt{n}$ . Ein Z-Wert von 1,96 entspricht also dem  $p \leq 0,05$ -Niveau. Da in diesem Fall die Standardabweichung  $\sigma$  unbekannt ist, muss hier der Studentische t-Test als Schätzer für Z verwendet werden.

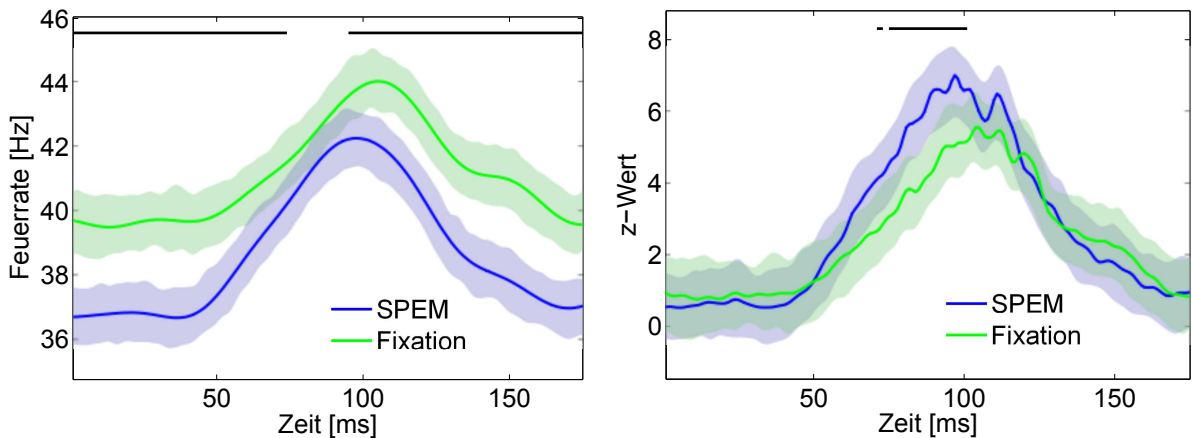
$$t = \frac{\bar{x} - \mu_0}{s / \sqrt{n}} \quad (2.15)$$

In diesem Fall ist die Streuung  $s$  die empirische Schätzung der Standardabweichung  $\sigma$ . Der Faktor  $s / \sqrt{n}$  entspricht dem empirischen Vertrauensbereich des Mittelwerts  $\Delta \bar{x} = s / \sqrt{n}$ . Da

die Verteilung der Feuerraten der Neurone unbekannt ist, wurde dieser über ein Bootstrap-Verfahren ermittelt (Efron, 1979). Dafür wurde für jeden Raum-Zeit-Punkt mit  $n$ -Datenpunkten  $n$ -mal mit zurücklegen ein zufallsgenerierter Wert aus den Daten gezogen. Für diese Stichprobe wurde dann das arithmetische Mittel gebildet. Dieses Verfahren wurde  $N = 10^4$  Mal wiederholt, sodass eine Verteilung  $B$  mit 10 000 Mittelwerten aus den einzelnen “gebootstrapten” Stichproben vorlag. Diese Mittelwerte wurden der Größe nach sortiert. Der 9 750. und der 250. Wert dieser Verteilung bilden das obere und untere Niveau des 95% Konfidenzintervalls ab. Dieser Schluss ergibt sich aus dem zentralen Grenzwertsatz (Hartung et al., 2005). Die Differenz aus diesen beiden Werten entspricht also einem Schätzer

$$2\Delta\bar{x} = B(9750) - B(250). \quad (2.16)$$

So lässt sich für jeden Raum-Zeit-Punkt ein Studentischer t-Test rechnen. Im Grenzfall  $n \rightarrow \infty$  entspricht die Studentische t-Statistik dem Gaußtest (Gleichung 2.13). Bei einer Datenanzahl  $n > 1000$ , wie sie hier vorliegt, ist die Differenz zwischen den Verteilungen hinreichend klein. Das Quantil für den Gaußtest entspricht beispielsweise für das 95%-Signifikanzniveau 1,96, gegenüber 1,962 für die Studentische t-Verteilung bei  $n = 1000$  (Hartung et al., 2005). Man kann also in diesem Fall den t-Wert (Gl. 2.15) als Schätzer für den z-Wert (Gl. 2.14) interpretieren. Über dieses Standardisierungsverfahren bekommt man Informationen, wie sich die neuronale Antwort zu einem Raum-Zeit-Punkt  $[x,t]$  nach Präsentation eines Stimulus im Mittel von der Grundaktivität dieser Zelle verändert. Durch diese Normierung lassen sich die neuronalen Antworten von Zellen bei unterschiedlichen Bedingungen besser vergleichen. Abbildung 2.12 zeigt z-Werte als Impulsfunktionen einer exemplarischen Zelle in unterschiedlichen Bedingungen im Vergleich mit der Analyse der durchschnittlichen Feuerrate. Dieses



**Abbildung 2.12:** Vergleich zwischen der Analyse der neuronalen Antworten während Fixation und SPEM. Die linke Abbildung zeigt den Vergleich der durchschnittlichen Feuerrate. In der rechten Abbildung sind die z-Werte desselben Datensatzes aufgetragen. Die schwarzen Balken über den Abbildungen geben an, ob zum Zeitpunkt  $t$  ein signifikanter Unterschied (t-Test) zwischen den Verteilungen vorgelegen hat. Der Fehlerbereich gibt jeweils das 95%-Konfidenzintervall des Mittelwerts an.

repräsentative Beispiel zeigt, wie sich nach der Standardisierung Veränderungen der neuronalen Aktivität im dynamischen Bereich der Zelle besser vergleichen lassen.

Anhand der z-Statistik lässt sich aus den Impulsantworten das rezeptive Feld bestimmen. Die Kriterien hierfür waren: Der z-Wert der neuronalen Antwort musste an der Stelle  $z(x, y) > 1,96$  oder  $z(x, y) < -1,96$  sein. Als zweites Kriterium musste ein Cluster von räumlich oder zeitlich nebeneinanderliegenden Werten  $z_{i=1:L} > 1,96$  oder  $z_{i=1:L} < -1,96$  mindestens größer als  $L > 400 Px \times ms$  sein. Dieses Verfahren wird in der Folge als Signifikanzmethode bezeichnet. Abbildung 2.13 zeigt ein mit dieser Methode bestimmtes rezeptives Feld. Aus den so bestimmten rezeptiven Feldern lassen sich verschiedene Parameter ermitteln:

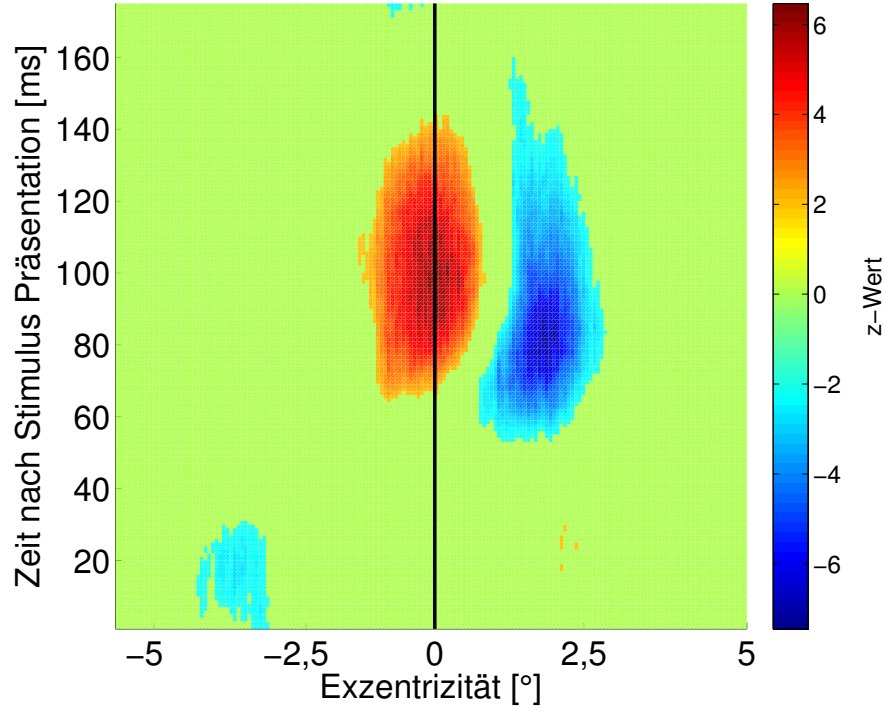
- Latenz der neuronalen Antwort
- Raum-zeitliche Lage  $x_M, t_M$  des rezeptiven Feldes per Massenmittlungsrechnung
- Breite des rezeptiven Feldes
- Dauer der neuronalen Antwort
- Maxima der neuronalen Antwort

Die Impulsfunktionen  $R_i(x_M, t)$  als Antwort der Feuerrate auf einen Stimulus  $S_i$  an der Position  $x_M$  wurde für die Bedingungen Fixation und SPEM verglichen. Die Feuerrate wurde mit dem Mittelwert  $\mu_0$  der neuronalen und dem Vertrauensbereich des Mittelwerts (Gl. 2.16) auf z-Werte nach Gleichung 2.14 normiert. Die z-Werte der neuronalen Antworten konnten so im Zentrum des rezeptiven Feldes anhand klassischer statistischer Verfahren verglichen werden.

#### Antworten auf Stimuli mit unterschiedlicher Spektralzusammensetzung

Die per Massenmittlungsrechnung bestimmte räumliche Lage  $x_M$  der rezeptiven Felder bildet die Grundlage für die Analyse der neuronalen Antwort auf Stimuli mit unterschiedlichen Spektren  $I(\lambda)$ . Am Raumpunkt  $x_M$  wird die Impulsfunktion der neuronalen Antwort  $z(x_M, t)$  auf Reize mit dem Spektrum  $I_i(\lambda)$  bestimmt. Die Latenz  $t_M$  bis zum Maximum (Minimum bei inhibitorischer Antwort) von  $z_\lambda(x_M, t)$  wird identifiziert. Mit  $t_M$  wird zum Zeitpunkt des Maximums die räumliche Antwort  $z_\lambda(x, t_M)$  analysiert. Mit dieser Methode erhält man einen räumlichen Schnitt zu dem Zeitpunkt, bei dem die neuronale Antwort auf chromatische Reize maximal ist. Der Vertrauensbereich des Mittelwerts wurde mittels Bootstrap-Verfahren ermittelt (Efron, 1979).

Für die Analyse der spektralen Diskriminierbarkeit einer Zelle war Voraussetzung, dass die Zelle in beiden Bedingungen (Fixation und SPEM) auf mindestens einen chromatischen Reiz eine signifikante Antwort ( $z > 1,96$  oder  $z < -1,96$ ) zeigte.



**Abbildung 2.13:** Beispiel eines mit der Signifikanzmethode bestimmten rezeptiven Feldes. Zur Illustration sind z-Werte im Bereich  $-1,96 < z < 1,96$  gleich Null gesetzt worden. Hier sind mehrere Cluster mit signifikanten Antworten zu sehen. Nur die beiden größten Cluster in der Mitte erfüllen die Kriterien (s. Text).

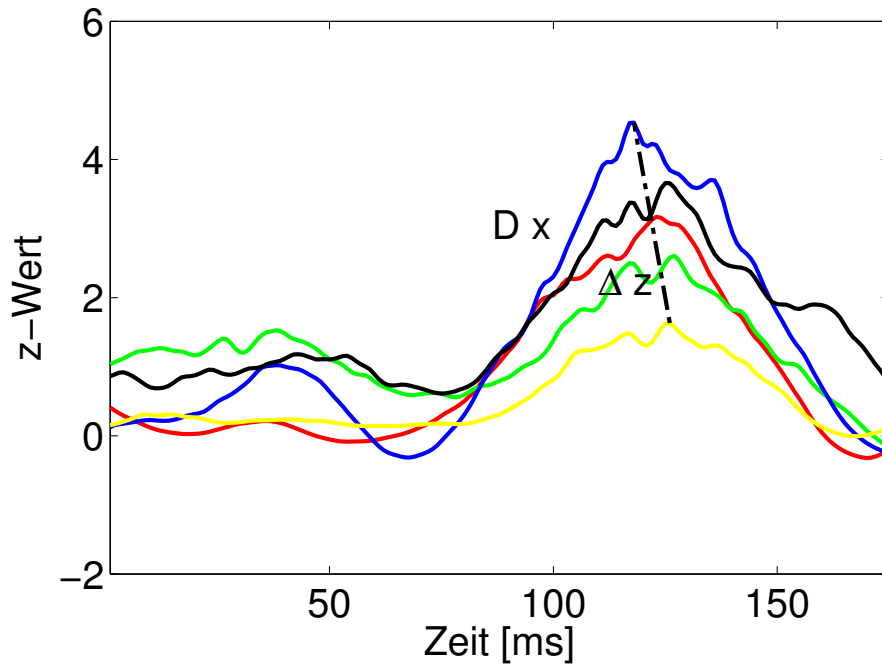
Als Diskriminierbarkeit wurde die Differenz aus der maximalen Antwort auf den optimalen Stimulus der Zelle und der maximalen Antwort auf den orthogonalen Stimulus gewählt. Der orthogonale Stimulus bezeichnet in diesem Fall den Reiz, auf den die Antwort der Zelle minimal ist. Im Falle inhibitorischer neuronaler Antworten wurde der Betrag des entsprechenden z-Wertes verwendet.

$$\Delta z = \max(|z_{I(\lambda, \max)}|) - \max(|z_{I(\lambda, \min)}|) \quad (2.17)$$

Abbildung 2.14 illustriert dieses Verfahren an einem Beispiel. Neben der Diskriminierbarkeit wird als weiteres Maß, die Fähigkeit chromatische Stimuli zu detektieren, definiert. Die Detektierbarkeit  $D$  ist der Mittelwert des Betrages der maximalen z-Werte aller Stimuli mit unterschiedlicher Chromatizität.

$$D := \sum_i^N \frac{\max(|z_{\lambda, i}|)}{N} \quad (2.18)$$

Der Wert  $D$  ist ein Maß, wie gut ein chromatischer Reiz detektiert werden kann. Er gibt anders als die Diskriminierbarkeit keine Informationen darüber, ob zwischen Stimuli mit unterschiedlicher Chromatizität unterschieden werden kann.



**Abbildung 2.14:** Beispiel für die Bestimmung der chromatischen Diskriminierbarkeit  $\Delta z$  und der Detektierbarkeit  $D$ . Abgebildet sind die Impulsantworten auf Stimuli mit unterschiedlicher Chromatizität. Für die Bestimmung von  $\Delta z$  wurden die Maxima der neuronalen Antworten auf den Stimulus, der die stärkste neuronale Antwort auslöst, von den Maxima des Stimulus mit der geringsten neuronalen Antwort abgezogen. Die Detektierbarkeit  $D$  ist das arithmetische Mittel aller Maxima.



# 3 Ergebnisse

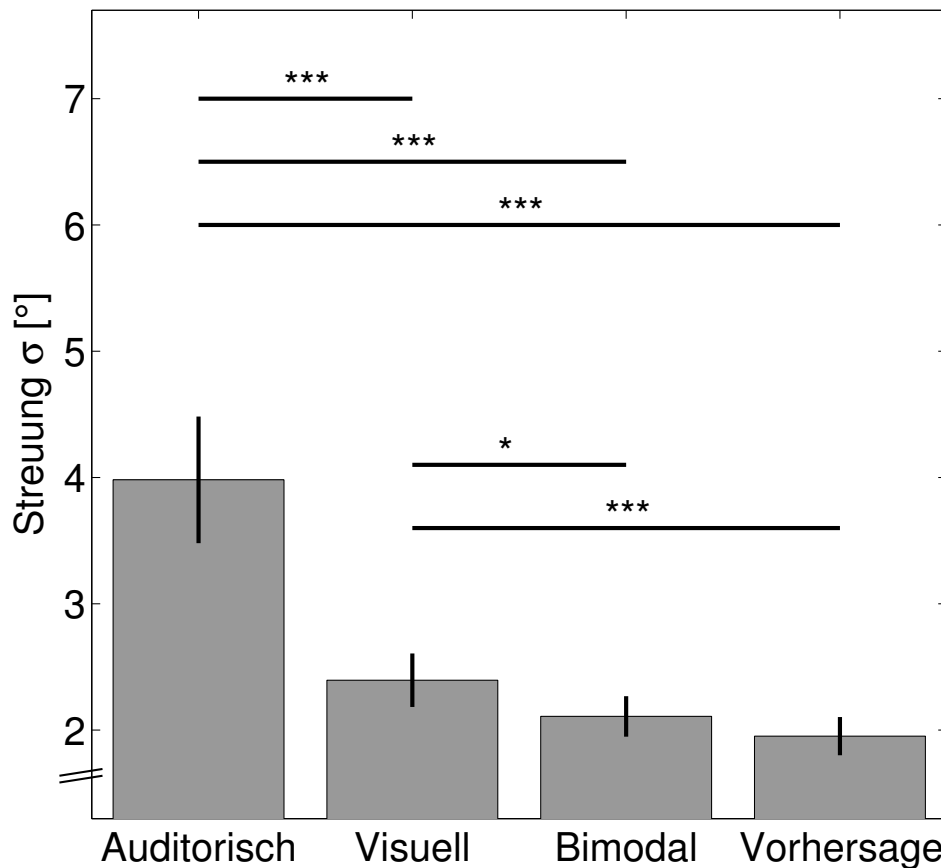
## 3.1 Ergebnisse des Experiments A

### 3.1.1 Bimodale Integration während SPEM

Um die Integration der audiovisuellen Signale bei der Lokalisation bimodaler Reize zu untersuchen, wurden in pseudorandomisierter Reihenfolge unimodal visuelle und auditorische Stimuli sowie bimodal kongruente Stimuli präsentiert. Dies geschah in unterschiedlichen Phasen einer periodischen glatten Augenfolgebewegung oder während die Probanden ein stationäres Ziel in der Bildschirmmitte fixierten. Zum Zeitpunkt der Reizpräsentation war das SPEM-Ziel entweder an einem der beiden Umkehrpunkte oder am Nulldurchgang. An diesem ist die Geschwindigkeit der Pendelbewegung maximal. Die Reize wurden an drei horizontal vom SPEM-Ziel verschobenen Positionen am Pendel präsentiert ( $x_{SPEM} = [-10^\circ, 0^\circ, 10^\circ]$ ). Während Fixation wurden die Lokalisationsreize an einem von drei möglichen Exzentrizitäten  $x_{Fixation} = [-10,75^\circ, 0^\circ, 10,75^\circ]$  gezeigt. Aus den unimodalen Antworten wurden nach einem Maximum-Likelihood-Modell (Gleichungen 1.1 und 1.2) Schätzungen für die bimodale Lokalisation und Varianz der audiovisuellen Lokalisation berechnet.

### Streuung der Messwerte in den unterschiedlichen Bedingungen

Die Streuung ist die empirische Schätzung für die Standardabweichung  $\sigma$ . Während glatter Augenfolgebewegungen war die Streuung der Daten der auditorischen Lokalisation deutlich größer als die Streuung der Messwerte der unimodal visuellen Lokalisation. Die Streuung der bimodalen Lokalisation, wie auch die durch das Modell vorhergesagte Streuung bimodaler Stimuli, war ebenfalls deutlich geringer als die Streuung der auditorischen Lokalisation ( $p < 0,001$ ; t-Tests korrigiert nach Bonferroni-Holm für multiples Testen). Die Streuung der visuellen Lokalisation war größer als die der bimodalen Lokalisation ( $p < 0,05$ ; t-Test korrigiert nach Bonferroni-Holm) und auch größer als die Vorhersage der Streuung durch das Modell für bimodale Lokalisation. Die bimodale Reizpräsentation ging mit einer Verbesserung der Präzision einher. Die Verbesserung lag im Bereich eines Faktors  $1,20 \pm 0,11$ . Zwischen der Streuung der bimodalen Lokalisation und ihrer Vorhersage gab es keinen signifikanten Unterschied. Abbildung 3.1 zeigt die Streuungen für alle Modalitäten während glatter Augenfolgebewegungen. Mit  $\sigma_{aud} = 3,29^\circ \pm 1,02^\circ$  war die Streuung bei der Lokalisation auditorischer Reize während Fixation deutlich größer als die Streuung der Lokalisation visueller Stimuli  $\sigma_{vis} = 1,54^\circ \pm 0,41^\circ$  ( $p < 0,001$ ; t-Test korrigiert nach Bonferroni-Holm). Das Modell sagt eine Verbesserung der Präzision der Lokalisation bimodaler Stimuli um 10 % im Vergleich mit der Präzision der unimodal visuellen Präzision voraus.



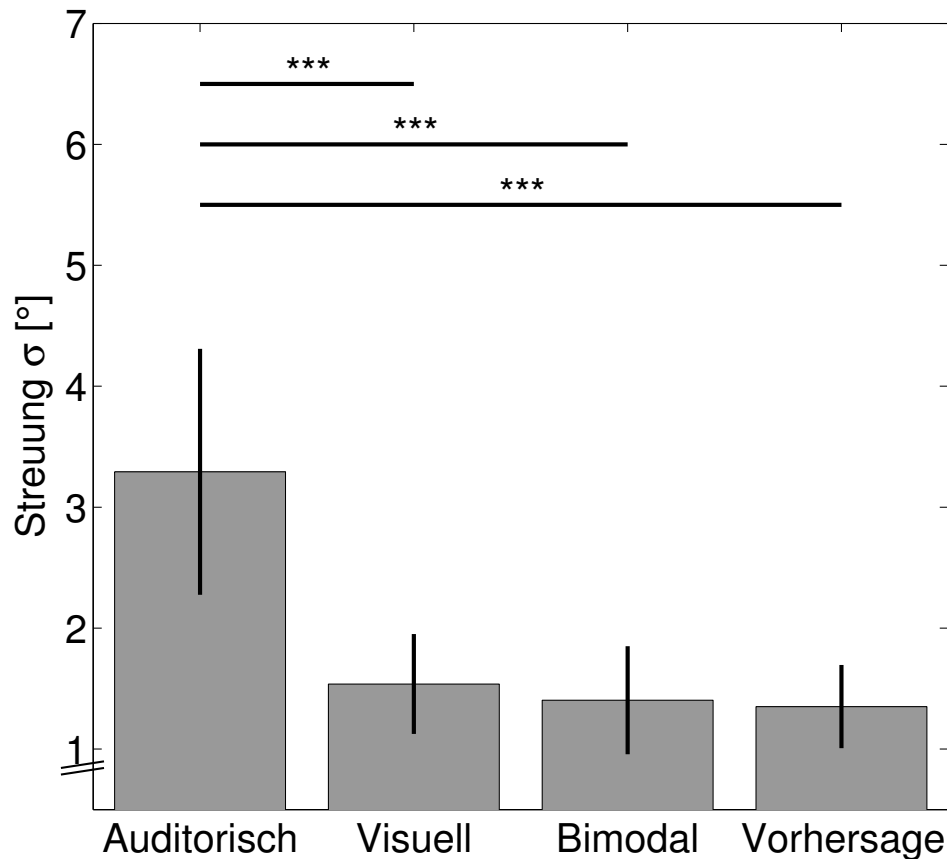
**Abbildung 3.1:** Vergleich der Streuungen der Messdaten für unterschiedliche Sinnesmodalitäten während glatter Augenfolgebewegungen. Die schwarzen Linien geben das Signifikanzniveau für multiples Testen nach Bonferroni-Holm korrigierter t-Tests ( $p < 0,001$ ) an. Die Fehlerbalken sind 95%-Konfidenzintervalle der Mittelwerte.

Diese Verringerung der Streuung lässt sich im Mittel beobachten. Die Streuungen der visuellen, bimodalen, sowie der Vorhersage der bimodalen Lokalisation waren nicht signifikant verschieden. Die bimodale Reizpräsentation führte damit nicht zu einer signifikanten Verbesserung der Präzision. Abbildung 3.2 zeigt den Vergleich der Streuungen für alle Probanden und Modalitäten.

### 3.1.2 Betrachtung der Lokalisation

Die visuelle Lokalisation zeigte bei allen Probanden eine Verschiebung in Richtung der glatten Augenfolgebewegung. Für die Umkehrpunkte bezog sich diese Verschiebung auf die Bewegungsrichtung des SPEM-Ziels nach der Präsentation des Lokalisationsstimulus. In der Abbildung 3.3 sind die mittleren Lokalisationsfehler für alle Probanden in allen Bedingungen während glatter Augenfolgebewegungen zu sehen. Die Fehllokalisation an den Umkehrpunkten war vom Betrag her größer als die Fehlwahrnehmung am Nulldurchgang ( $p < 0,001$ ; t-Test). Die Exzentrizität der Stimuli hatte auf die Fehlwahrnehmung keinen eindeutigen Einfluss.

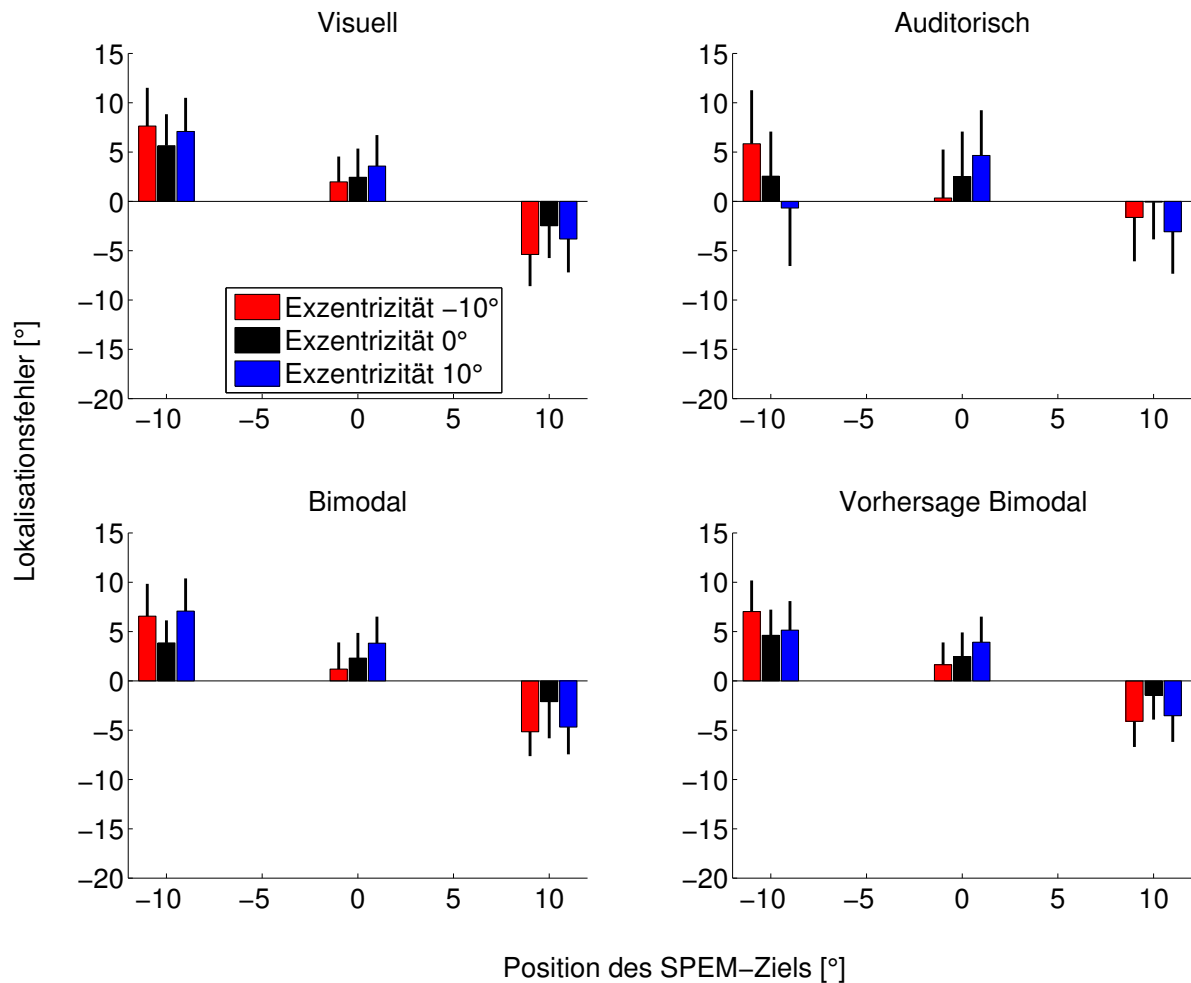




**Abbildung 3.2:** Vergleich der Streuungen für unterschiedliche Sinnesmodalitäten während Fixation. Es gelten die gleichen Konventionen wie in Abb. 3.1.

An den Umkehrpunkten zeigten sich für die foveal präsentierten Reize geringere Lokalisationsfehler als für die an den exzentrischen Positionen  $\pm 10^\circ$  präsentierten Reize ( $p < 0,05$ ; t-Test). Am Nulldurchgang zeigten die Probanden mit einer Ausnahme geringere Lokalisationsfehler für foveofugal präsentierte Reize als für foveal präsentierte Reize. Die größten Lokalisationsfehler waren bei foveopetal präsentierten Reizen zu beobachten. Ein Proband zeigte am Nulldurchgang ein invertiertes Lokalisationsmuster. Foveofugal präsentierte Reize hatten im Mittel die größten Lokalisationsfehler, und die geringsten Lokalisationsfehler waren für foveopetal präsentierte Reize zu beobachten.

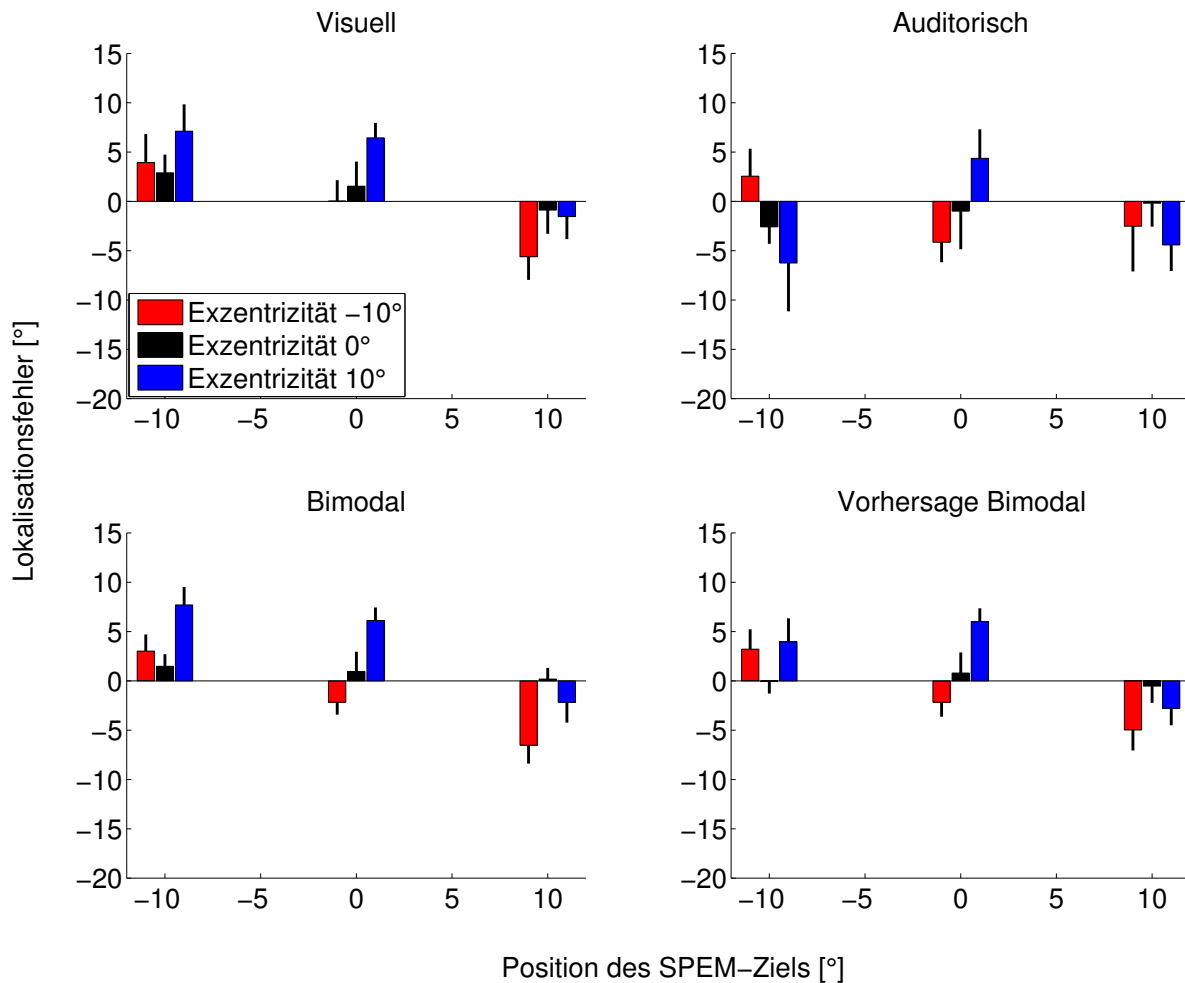
Bei der Lokalisation der auditorischen Reize während SPEM zeigten die Probanden große individuelle Unterschiede. Am Nulldurchgang beobachtete man bei einer Untergruppe von zwei der fünf Probanden eine räumliche Expansion. Im Mittel wurden die exzentrischen Reize bei  $\pm 10^\circ$  noch exzentrischer lokalisiert. Die restlichen drei Probanden zeigten bei der Lokalisation eine Verschiebung in Richtung der glatten Augenfolgebewegung. Die Exzentrizität hatte hier keinen eindeutigen Einfluss auf die Lokalisation. An den Umkehrpunkten beobachtete man ebenfalls ein diverses Bild. Drei der Probanden zeigten eine Verschiebung der Lokalisation in Richtung der zukünftigen glatten Augenfolgebewegung. Dieser Effekt war am stärksten ausgeprägt für den Stimulus, dessen Position entgegengesetzt zur zukünftigen



**Abbildung 3.3:** Zu sehen sind die mittleren Lokalisationsfehler für alle Bedingungen während glatter Augenfolgebewegungen. Die Abbildung zeigt die Daten aller Probanden. Die Vorhersagen für die bimodale Antwort wurden nach den Gleichungen 1.1 und 1.2 berechnet. Die Fehlerbalken geben 95%-Konfidenzintervalle an.

Bewegungsrichtung der Pendelbewegung war. Die anderen beiden Probanden zeigten geringe Lokalisationsfehler mit einer hohen Streuung in den Lokalisationsantworten.

Die visuelle und auditorische Lokalisation unterschieden sich bei allen Probanden in diesem Experiment. Neben den Unterschieden in der Streuung der Daten war eine generelle Beobachtung, dass die auditorische Lokalisation im Mittel einen betragsmäßig geringeren Lokalisationsfehler aufwies als die visuelle ( $p < 0,05$ ; t-Test). Bei der Topographie der auditorischen Lokalisation gab es keine generelle Systematik. Die Gewichtungen für die Schätzer nach Gleichung 1.3 liegen im Mittel bei  $\omega_V = 0,73$  für den visuellen Anteil und  $\omega_A = 0,27$  für den auditorischen Anteil. Die visuelle Lokalisation hatte den größten Anteil an der Vorhersage der bimodalen Antwort. Abbildung 3.3 zeigt die Lokalisation aller Probanden für alle Bedingungen während glatter Augenfolgebewegungen. Die unimodal visuelle Lokalisation und die unimodal auditorische Lokalisation wurden in der Mehrzahl der Fälle in die gleiche Richtung

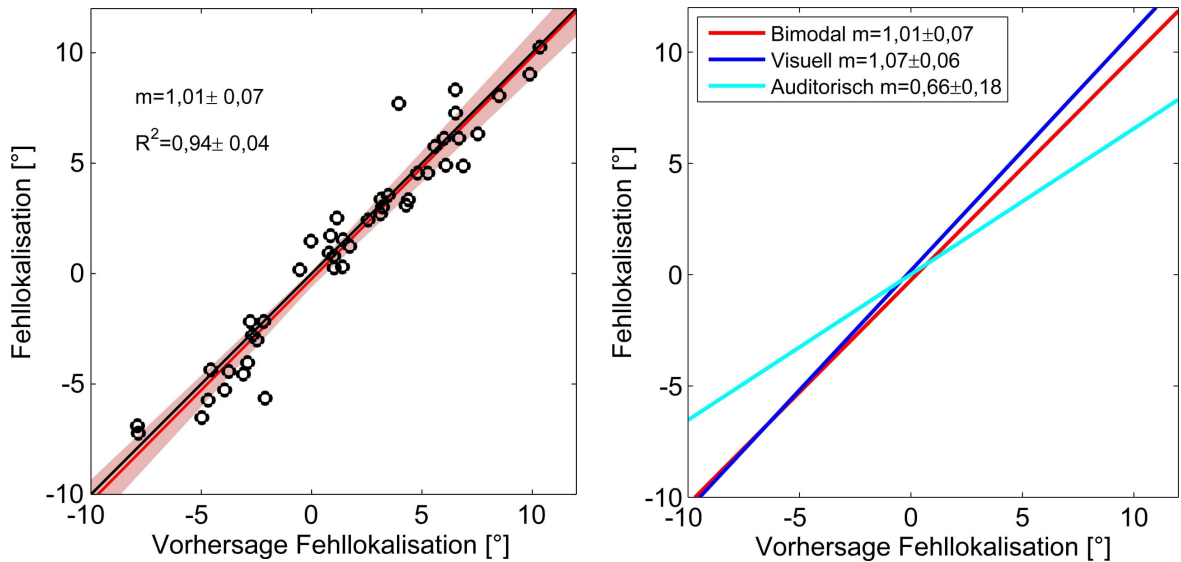


**Abbildung 3.4:** Zu sehen sind die Lokalisationsfehler einer exemplarischen Versuchsperson (202) während SPEM. Es gelten die gleichen Konventionen wie in Abbildung 3.3. Gut zu erkennen ist der Einfluss der auditorischen Modalität auf die bimodale Lokalisation an der Position 0 ° und der Exzentrizität -10 ° (rot).

fehllokalisiert und hatten somit das gleiche Vorzeichen. Die Vorhersage der bimodalen Lokalisation lag zwischen den empirischen unimodalen Lokalisationsantworten und lag aufgrund der Gewichtung in vielen Fällen näher zur empirischen unimodalen visuellen Lokalisation.

Es gab auch Beispiele, in denen die auditorischen und visuellen Lokalisationsfehler deutlich unterschiedliche Vorzeichen hatten. Im exemplarischen Fall der Daten eines einzelnen Probanden ist dies an der Position  $x_{SPEM-Ziel} = 0^\circ$ ;  $x_{Exzentr.} = -10^\circ$  (rot) in der Abbildung 3.4 zu beobachten. In diesem Fall ist klar zu erkennen, wie die auditorische Antwort die Vorhersage dominiert. Zwischen der Vorhersage und der bimodalen Antwort gibt es in diesem exemplarischen Fall keinen signifikanten Unterschied ( $p=0,98$ ; t-Test). Die Lokalisationsdaten der restlichen Probanden während SPEM befinden sich im Anhang.

Zwischen der Vorhersage aus den unimodalen Antworten und der bimodalen Antwort gab es einen klaren linearen Zusammenhang. Der Pearson'sche Korrelationskoeffizient betrug

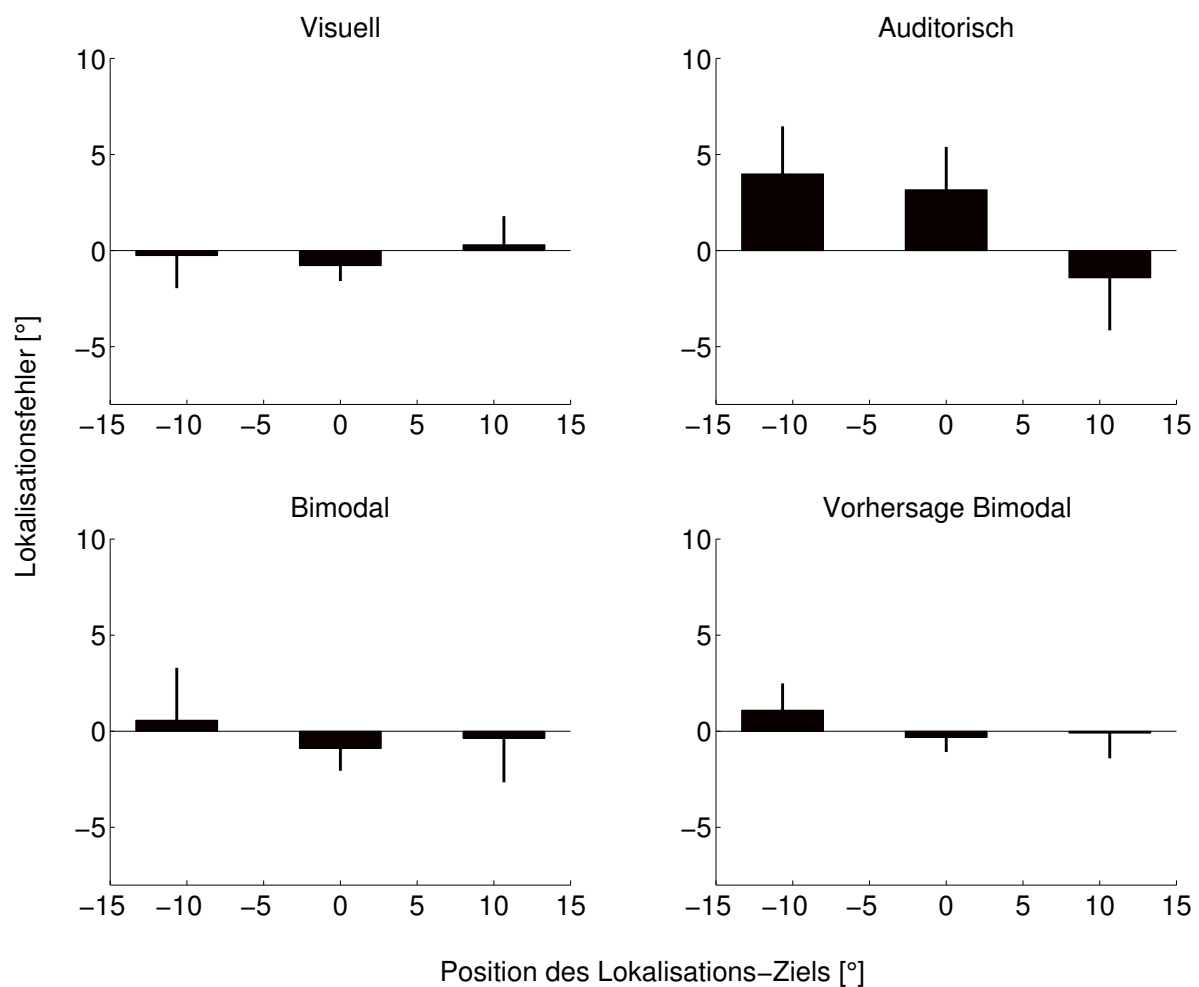


**Abbildung 3.5:** Die Fehllokalisation aus den uni- und bimodalen Antworten als Funktion der Schätzung der Fehllokalisation. Links: Die Daten entsprechen der bimodalen Fehllokalisation (y-Achse) sowie der Vorhersage (x-Achse). Die Daten im Streudiagramm repräsentieren die einzelnen Bedingungen für alle 5 Probanden während glatter Augenfolgebewegungen. Bei einer exakten Vorhersage würden alle Punkte auf der schwarzen Linie liegen. Die rote Linie ist die Regressionsgerade. Rechts: Die Steigungen der Regressionsgeraden der unimodalen Antworten im Vergleich mit der bimodalen Antwort. Die rote Linie ist in beiden Abbildungen identisch.

$r_{SB} = 0,97$ . Mit einer Steigung von  $m_{SB} = 1,01 \pm 0,07$  und einem Bestimmtheitsmaß  $R_{SB}^2 = 0,94 \pm 0,04$  stimmten die Vorhersagen der bimodalen Antwort im Mittel gut mit der bimodalen Antwort überein. Eine ideale Vorhersage der bimodalen Antworten aus den unimodalen Daten hätte eine Steigung  $m = 1$ .  $m_{SB}$  unterscheidet sich nicht signifikant von  $m = 1$  ( $p=0,78$ , t-Test). Die unimodal visuelle Fehllokalisation zeigt ebenfalls eine klare lineare Korrelation mit der bimodalen Vorhersage ( $r_{SE} = 0,97$ ,  $R_{SE}^2 = 0,95 \pm 0,03$ ). Die Steigung weicht mit  $m_{SV} = 1,07 \pm 0,06$  deutlich von der idealen Vorhersage  $m = 1$  ab ( $p<0,05$ , t-Test, vgl. Kapitel 2.1.3). Der Zusammenhang der auditorischen Lokalisation mit der Vorhersage ist nicht linear ( $r_{SA} = 0,75$ ,  $R_{SA}^2 = 0,55 \pm 0,22$ ). Die Steigung liegt mit  $m_{SA} = 0,66 \pm 0,18$  klar unterhalb  $m = 1$  ( $p<0,001$ ; t-Test). Abbildung 3.5 zeigt die Daten aller Probanden in allen jeweils neun Bedingungen während glatter Augenfolgebewegungen.

Während Fixation waren die durchschnittlichen Lokalisationsfehler bei unimodal visuell präsentierten Reizen geringer im Vergleich zu unimodal präsentierten auditorischen Zielen ( $p<0,001$ ; ANOVA). Dies galt ebenfalls für die Streuung der Lokalisationsantworten. Die Abbildung 3.6 zeigt alle Antworten für eine exemplarische Versuchsperson. In diesem Fall hatten die mittleren Fehllokalisationen in den unimodalen Bedingungen unterschiedliche Vorzeichen. Die Vorhersagen für die bimodale Antwort nach den Gleichungen 1.1 und 1.2 lag zwischen den unimodalen Antworten. Die Vorhersagen lagen aufgrund der geringeren Varianz (Gl. 1.1) näher an den visuellen Antworten, allerdings ist das Vorzeichen an den peripheren Reizpräsentationen  $\pm 10,75^\circ$  äquivalent mit der unimodal auditorischen Antwort. Es gab hier keinen

signifikanten Unterschied zwischen den Vorhersagen und der bimodalen Antwort des Probanden. Tabelle 3.1 stellt die Vorhersagen mit der tatsächlichen Antwort gegenüber. In 73,3 % der Fälle sagte die Vorhersage den richtigen Trend voraus. In 60 % der Fälle gab es keinen signifikanten Unterschied (t-Tests) zwischen der Vorhersage und der bimodalen Antwort. Mit einer Bonferroni-Korrektur stieg der Anteil der nicht-signifikanten Unterschiede auf 80 % der Fälle.



**Abbildung 3.6:** Lokalisationsfehler während Fixation einer exemplarischen Versuchsperson (205). Die Fehlerbalken geben das 95%-Konfidenzintervall an.

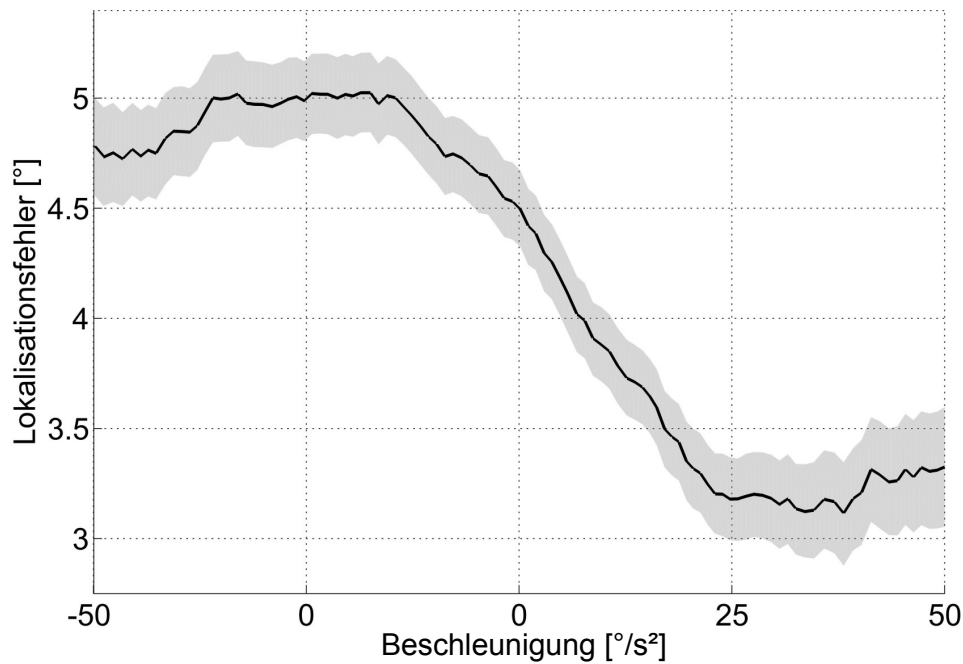
	VP01		VP02	
Bedingung	Vorhersage-Ergebnis	Trend	Vorhersage-Ergebnis	Trend
-10,75°	$p = 0,5340$	nein	$p < 0,001$	ja
0,0°	$p < 0,001$	nein	$p < 0,001$	nein
10,75°	$p < 0,01$	nein	$p = 0,2247$	ja
	VP04		VP05	
-10,75°	$p = 0,2943$	ja	$p = 0,3510$	ja
0,0°	$p = 0,1232$	ja	$p < 0,05$	ja
10,75°	$p = 0,6427$	ja	$p = 0,7964$	ja
	VP06		alle VPs	
-10,75°	$p < 0,05$	ja	$p = 0,4066$	ja
0,0°	$p = 0,2484$	ja	$p < 0,001$	nein
10,75°	$p = 0,1906$	ja	$p = 0,8312$	ja

**Tabelle 3.1:** Vergleich der Ergebnisse von bimodaler Lokalisation und der Vorhersage aufgrund der Einzelergebnisse während Fixation. Die Wahrscheinlichkeiten wurden Anhand von t-Tests berechnet.

## 3.2 Ergebnisse des Experiments B

### 3.2.1 Einfluss der Augenbeschleunigung auf die Fehlwahrnehmung

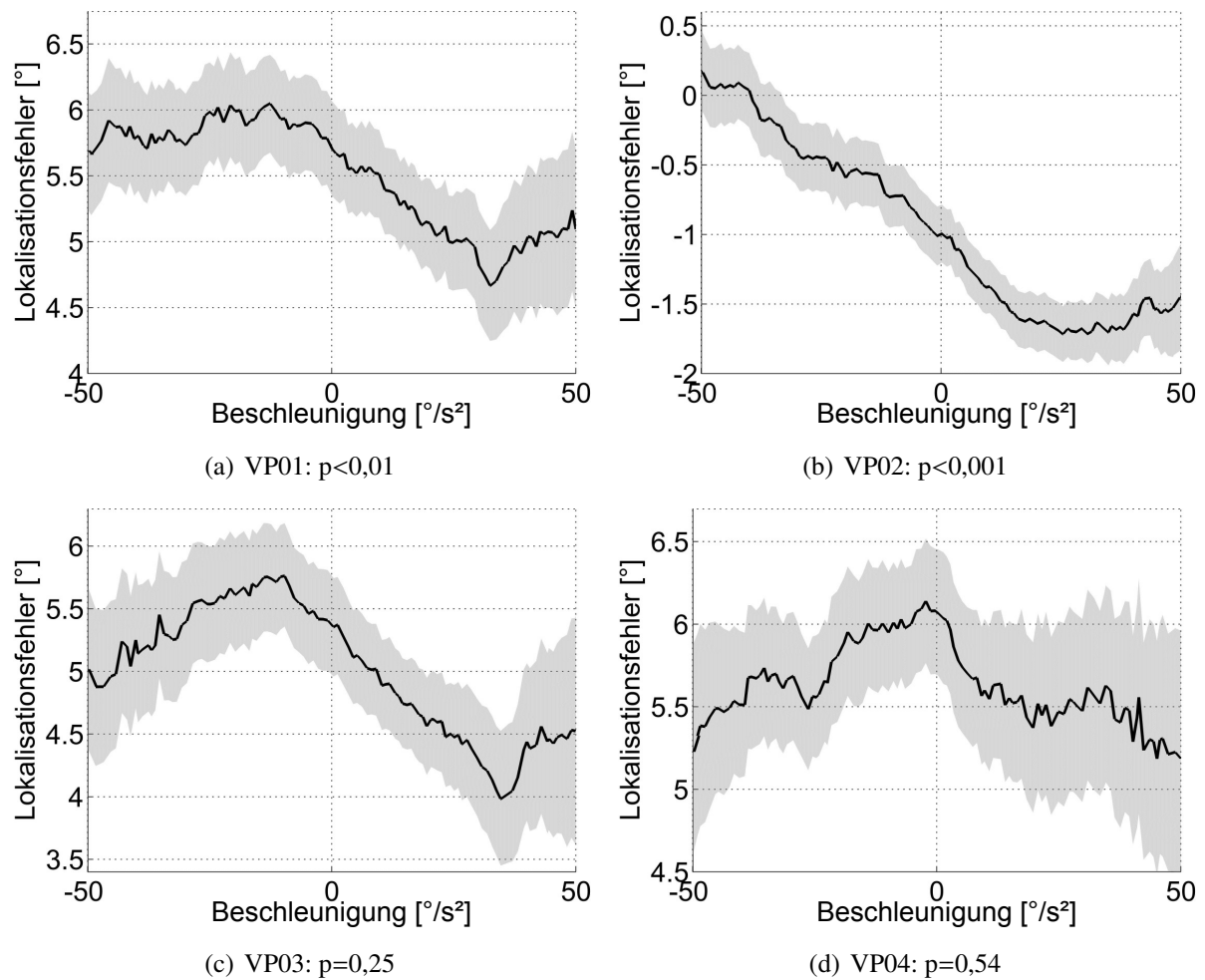
Die Hauptfragestellung dieses Experiments war, wie sich die Beschleunigung des Auges auf die Lokalisationsleistung während SPEM auswirkt. Die Probanden führten glatte Augenfolgebewegungen auf ein bewegtes Ziel mit verschiedenen Beschleunigungen aus. Während der glatten Augenfolgebewegung wurde ein Lokalisationsreiz präsentiert, wenn das SPEM-Ziel die Geschwindigkeit  $20^\circ/\text{s}$  hatte. Diese Reize sollten am Ende eines jeweiligen Durchgangs mittels eines Linealstimulus lokalisiert werden. In der Abbildung 3.7 ist der Einfluss der Augenbeschleunigung auf den durchschnittlichen Lokalisationsfehler bei allen Versuchspersonen zusammengefasst. In dieser Populationsanalyse ließ sich ein klarer Effekt der Beschleunigung auf die Wahrnehmung ausmachen. Der Verlauf der Fehlwahrnehmung in Abhängigkeit der Augenbeschleunigung war annähernd sigmoid. Der Lokalisationsfehler war am größten bei abbremsenden Auge mit Werten um  $5^\circ$  bei  $a = -25^\circ/\text{s}^2$ . Der Lokalisationsfehler sank bei gleichförmiger Bewegung des Auges ( $a = 0^\circ/\text{s}^2$ ) mit Werten um  $4,5^\circ$  und war am niedrigsten bei einem beschleunigenden Auge von  $a = 25^\circ/\text{s}^2$  mit Werten um  $3,2^\circ$ . In dem Bereich von  $a = [-20^\circ/\text{s}^2; 20^\circ/\text{s}^2]$  zeigte der Einfluss der Augenbeschleunigung auf die Fehlwahrnehmung die größte Dynamik. Insgesamt sind die Unterschiede der durch die Beschleunigung modulierten Wahrnehmung signifikant. Mit einer ANOVA wurden der Einfluss der fünf Stimulusbeschleunigungen ( $a = [-50^\circ/\text{s}^2; -25^\circ/\text{s}^2; 0^\circ/\text{s}^2; 25^\circ/\text{s}^2; 50^\circ/\text{s}^2]$ ) auf die Fehllokalisation getestet ( $p < 0,001$ ; one-way-ANOVA, vgl. Kapitel 2.2.2).



**Abbildung 3.7:** Einfluss der Augenbeschleunigung auf die Fehllokalisierung. Hier sind die Daten aller Versuchspersonen mit Ausnahme von VP02 zu sehen (vgl. Kapitel 3.2.2). Die schwarze Linie stellt den gleitenden Mittelwert dar. Die grau unterlegte Fläche gibt das 95%-Konfidenzintervall des Mittelwerts an.

Bei den Beschleunigungsextrema  $\pm 50 \text{ } /degree/s^2$  waren die Lokalisationsfehler bei Abbremsung etwas geringer bzw. bei Beschleunigung etwas höher als bei  $\pm 25 \text{ } /s^2$ . Ein Signifikanztest der beiden Bedingungen  $25 \text{ } /s^2$  und  $50 \text{ } /s^2$  zeigte allerdings keinen signifikanten Unterschied zwischen den beiden Bedingungen ( $p=0,32$ ; t-Test), bzw.  $p=0,26$  beim Vergleich der Bedingungen  $a = -25 \text{ } /s^2$  und  $a = -50 \text{ } /s^2$ . Die Abbildungen 3.8 und 3.9 zeigen die Ergebnisse der einzelnen Probanden. 6 der 8 Probanden zeigten den in der Populationsanalyse beschriebenen Effekt, dass mit steigender Beschleunigung der Lokalisationsfehler sinkt, oder umgekehrt, dass negative Beschleunigung den Lokalisationsfehler verstärkt. In 5 der 8 Fälle war dieses Ergebnis signifikant. In den anderen beiden Fällen (Abb. 3.8 (d), 3.9 (b)) deutet sich der Effekt an. Diese Probanden hatten okulomotorische Schwierigkeiten, dem beschleunigten SPEM-Ziel zu folgen, weshalb viele Durchgänge nach den Kriterien aus Kapitel 2.2.2 ungültig waren und entsprechend weniger Daten vorlagen.

In den “Bouncing-Bedingungen” wurden zwei verschiedene Beschleunigungen  $[-50 \text{ } /s^2, -25 \text{ } /s^2]$  getestet. Zum Zeitpunkt der Reizpräsentation hatte das SPEM-Ziel eine Geschwindigkeit von  $0 \text{ } /s$  und änderte seine Bewegungsrichtung. In der Abbildung 3.10 sind die Ergebnisse aller Probanden zu sehen. Der Wert der Beschleunigung in diesen Bedingungen hat keinen Einfluss auf die Lokalisation ( $p=0,80$ ; ANOVA). Dies entspricht dem vorherigen Ergebnis, bei dem es zwischen den Bedingungen  $a = -25 \text{ } /s^2$  und  $-50 \text{ } /s^2$  ebenfalls keinen signifikanten Unterschied gab.

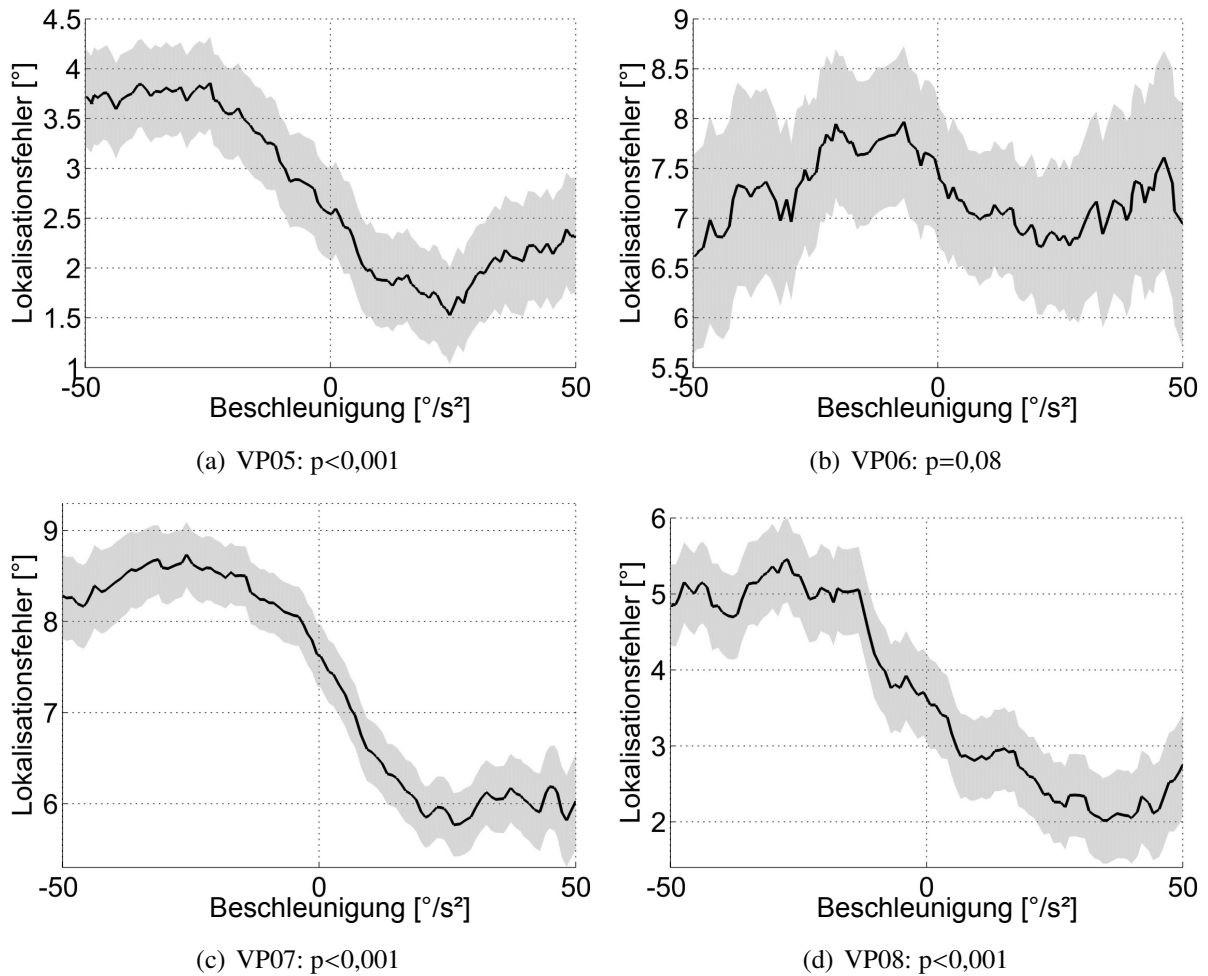


**Abbildung 3.8:** Einfluss der Augenbeschleunigung auf die Wahrnehmung der einzelnen Probanden. Hier sind die Ergebnisse der ersten vier Versuchspersonen zu sehen. Es gelten die gleichen Konventionen wie in Abbildung 3.7. Die p-Werte geben das Signifikanzniveau einer ANOVA der Daten an (Kapitel 2.2.2).

### 3.2.2 Betrachtung der okulomotorischen Leistung der Probanden

Für die Beurteilung der okulomotorischen Leistungen der Probanden wurden verschiedene Parameter ausgewertet. Das waren zum einen die Bestimmung des durchschnittlichen Gains in einem Zeitfenster von 200 ms um die Reizpräsentation, die tatsächliche Augenbeschleunigung zum Zeitpunkt der Reizpräsentation, sowie die durchschnittliche Anzahl korrekter Durchgänge. Die Gains wurden nach der Gleichung 2.5 berechnet. Für die Berechnung der Gains wurden nur die Durchgänge bewertet, die die Kriterien nach Kapitel 2.2.2 erfüllt hatten. Generell lässt sich ablesen, dass bei negativer Beschleunigung der Gain  $> 1$  ist. Bei positiver Beschleunigung sowie keiner Beschleunigung ist ein Gain  $< 1$  zu beobachten. Die größte Varianz der Gains war bei den am stärksten beschleunigten Bedingungen  $a = \pm 50 \text{ } ^\circ/\text{s}^2$ . Der Vergleich der beiden extremen Bedingungen  $a = +50 \text{ } ^\circ/\text{s}^2$  und  $a = -50 \text{ } ^\circ/\text{s}^2$  zeigt, dass die Gains der



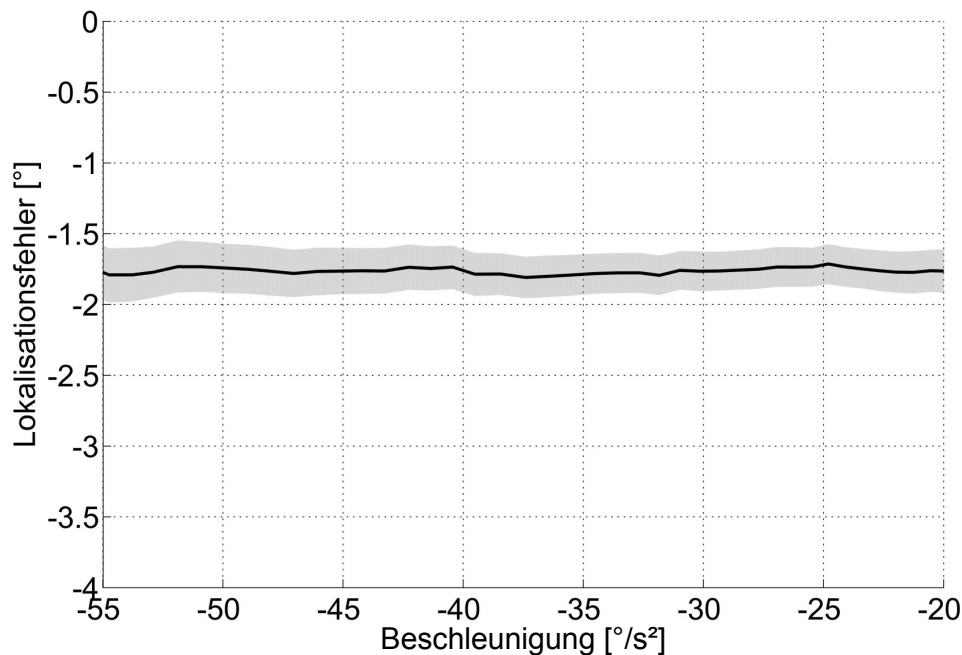


**Abbildung 3.9:** Einfluss der Augenbeschleunigung auf die Wahrnehmung der restlichen vier Probanden. Es gelten die gleichen Konventionen wie in Abbildung 3.7. Die p-Werte geben das Signifikanzniveau einer ANOVA der Daten an (Kapitel 2.2.2).

einzelnen Probanden in der  $a = +50 \text{ } ^\circ/\text{s}^2$  Bedingung weiter von 1 abweichen als in der  $a = -50 \text{ } ^\circ/\text{s}^2$  Bedingung ( $p < 0,01$ ; t-Test). In der Abbildung 3.11 sind die Ergebnisse der Gains in den einzelnen Beschleunigungsbedingungen zu sehen. Insgesamt lässt sich an den Gains ablesen, dass eine positive Beschleunigung von  $50 \text{ } ^\circ/\text{s}^2$  den geringsten Gain und zugleich die größte Abweichung von 1 zur Folge hatte.

In der Abbildung 2.9 im Kapitel 2.2.2 wurde exemplarisch gezeigt, wie die Augenbeschleunigung der Probanden während eines Durchgangs bestimmt wurde. Die Streuungen der Augenbeschleunigungsdaten zum Zeitpunkt der Reizpräsentation in den stark beschleunigten Bedingungen  $a = \pm 50 \text{ } ^\circ/\text{s}^2$  waren deutlich größer als in den weniger stark beschleunigten Bedingungen. Die Streuung in diesen Bedingungen ist ein weiteres Maß für die Beurteilung der Okulomotorik. Wie beim Gain finden wir hier, dass stark beschleunigte oder stark abgebremste Bewegungen die größte Varianz in den Augenbeschleunigungen aufwiesen. In der Abbildung 3.12 ist die so bestimmte Augenbeschleunigung zum Zeitpunkt  $t_{\text{Reiz}}$  gegenüber der

tatsächlichen Stimulusbeschleunigung aufgetragen.



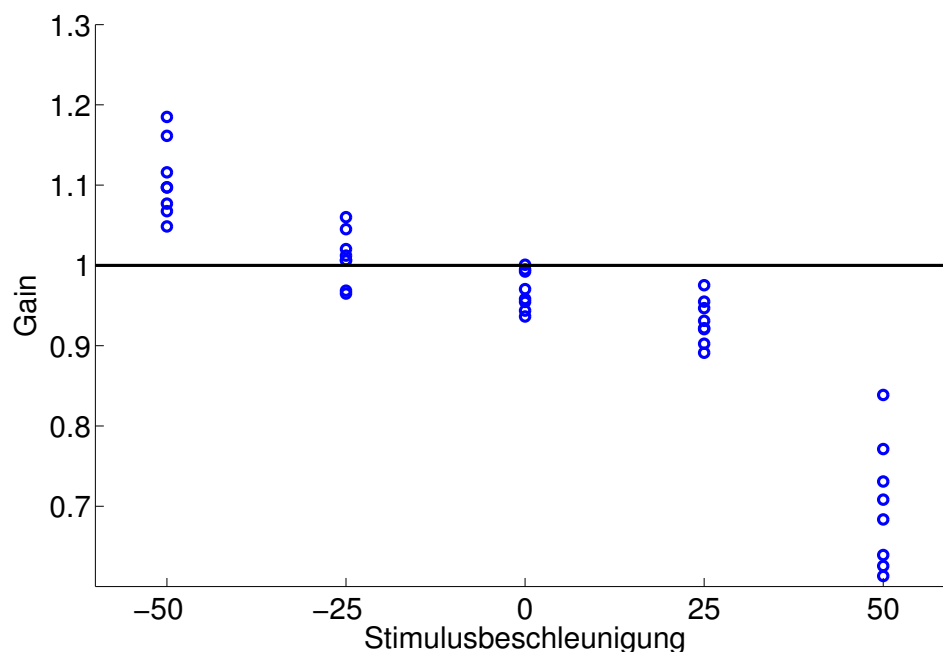
**Abbildung 3.10:** Einfluss der Augenbeschleunigung auf die Fehllokalisierung in den “Bouncing-Bedingungen”. Es gelten die gleichen Konventionen wie in Abbildung 3.7. Es gab keine signifikanten Unterschiede zwischen den verschiedenen Augenbeschleunigungen ( $p=0,80$ ; ANOVA).

Die Anzahl korrekter Durchgänge, die die Probanden bei den verschiedenen Beschleunigungsbedingungen erreicht haben, variierte je nach Stimulustrajektorie stark. Die  $50\text{ }^\circ/\text{s}^2$ -Bedingung hat die höchste Ausfallrate mit 36,1 % korrekter Durchgänge. Starke positive Beschleunigung ( $50\text{ }^\circ/\text{s}^2$ ) führt also zu den niedrigsten Gains, der größten Varianz in den Augenbeschleunigungsdaten und zu den höchsten Anteil ungültiger Durchgänge in diesem Experiment. In der Tabelle 3.2 ist die Anzahl korrekter Durchgänge für alle Probanden angegeben.

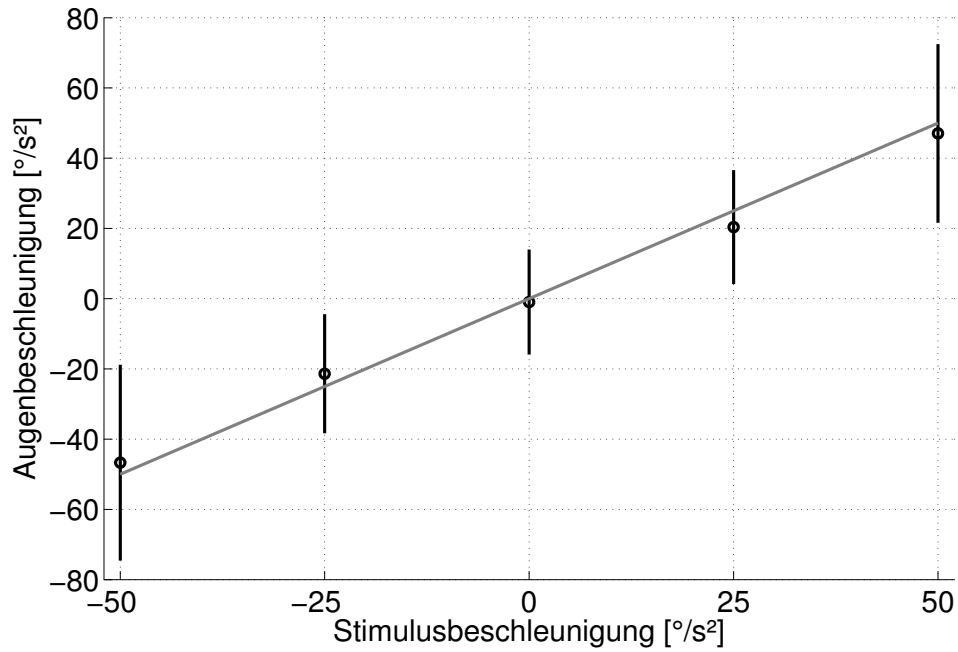
#### 3.2.3 Einfluss der Exzentrizität des Lokalisationreizes auf die Lokalisation

Die Probanden haben in diesem Experiment Lokalisationreize mit unterschiedlicher Exzentrizität relativ zur Fovea geortet. Sieben der acht Versuchspersonen zeigten eine deutliche Verschiebung der Wahrnehmung in Richtung der glatten Augenfolgebewegung, wenn Stimuli in der Nähe der Fovea oder im foveopetalen Halbfeld gezeigt wurden. Abbildung 3.13 zeigt zwei typische Beispiele des Einflusses der Exzentrizität von Einzelversuchspersonen. Foveal waren die Lokalisationsstimuli zwischen  $3^\circ$  bis hin zu  $8,5^\circ$  in SPEM-Richtung verschoben. Je exzentrischer die Lokalisationsziele in foveopetaler Richtung lagen, desto größer war auch die

Fehl Wahrnehmung in SPEM-Richtung ( $p < 0,001$ , ANOVA). Die durchschnittliche Fehl Wahrnehmung aller Versuchspersonen betrug bei einem Stimulus, der  $10^\circ$  von der Fovea entfernt in SPEM-Richtung präsentiert wurde,  $9,2^\circ$  (vgl. Abbildung 3.14 (b)). Die durchschnittliche Fehl Wahrnehmung einzelner Versuchspersonen überstieg in diesem Fall  $10^\circ$ . Foveofugal waren die Lokalisationsfehler generell deutlich kleiner ( $\varnothing < 2^\circ$ ,  $p < 0.001$ ; t-Test). Die Richtung der Fehl Wahrnehmung war hier nicht mehr ganz eindeutig. Die beiden Graphen in der Abbildung 3.13 zeigen zwei exemplarische Probanden. Eine der Versuchspersonen lokalisierte einen foveofugal präsentierten Reiz im Durchschnitt entgegen die SPEM-Richtung (Abb. 3.13 (a)). Der andere Proband lokalisierte foveofugal präsentierte Reize in SPEM-Richtung (Abb. 3.13 (b)). Eine Versuchsperson zeigte ein ganz anderes Lokalisationsmuster. In der Abbildung 3.14 (a) ist das Antwortverhalten von VP02 zu sehen. VP02 nimmt alle Lokalisationsreize, bis auf den exzentrischsten foveofugalen ( $-10^\circ$ ) im Durchschnitt entgegengesetzt zur SPEM-Richtung wahr.



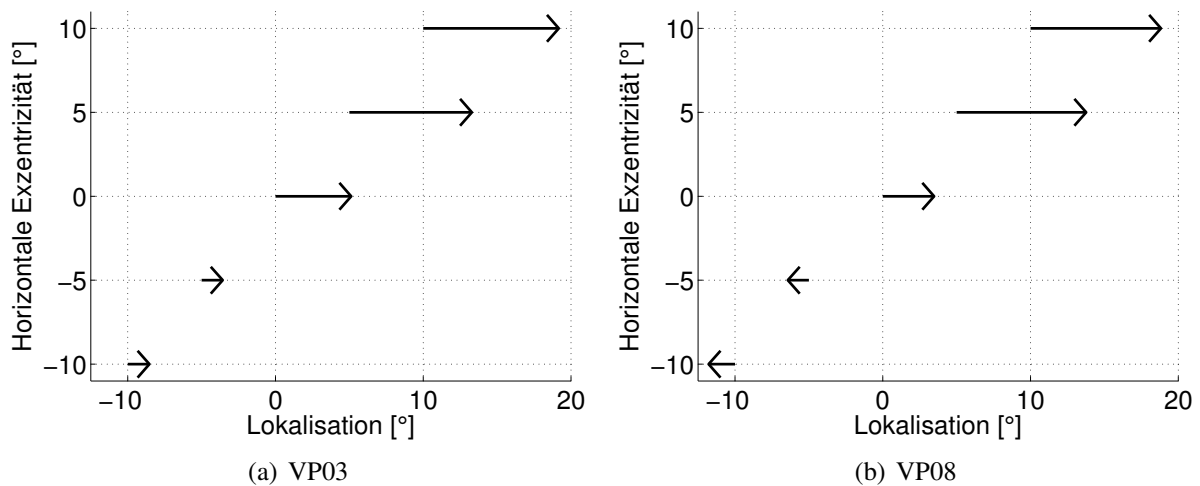
**Abbildung 3.11:** Die durchschnittlichen Gains von allen acht Versuchspersonen in den einzelnen Beschleunigungsbedingungen. Blaue Kreise repräsentieren den Gain vor der Reizpräsentation. Die Gains wurden nach der Gleichung 2.5 berechnet.



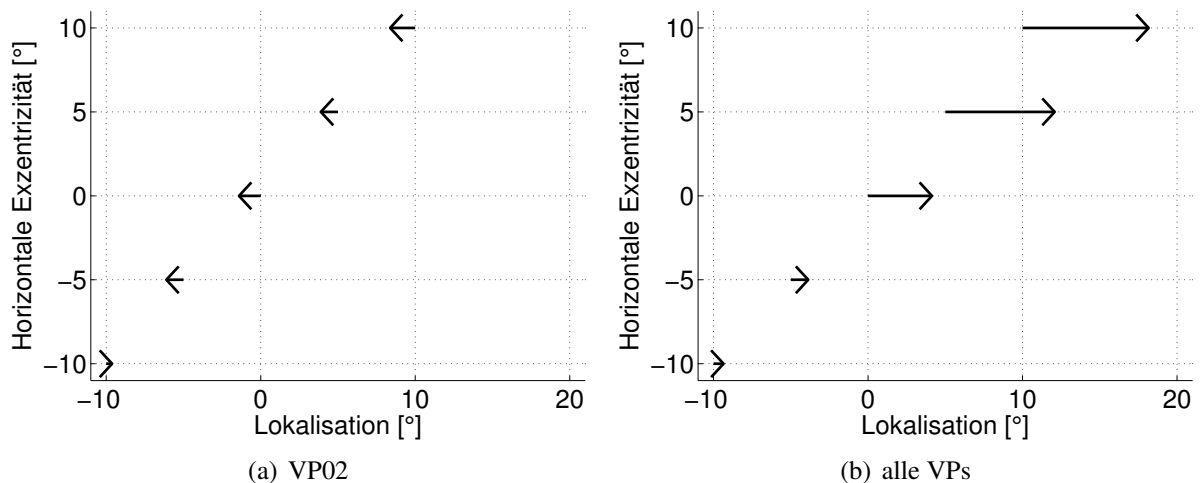
**Abbildung 3.12:** Vergleich der Augenbeschleunigung mit der Stimulusbeschleunigung in allen Bedingungen. Es sind die Daten aller Probanden zu sehen. Die Fehlerbalken geben die Standardabweichung der Daten an. Die graue Linie gibt die Beschleunigung des Stimulus wieder.

Beschleunigung [ $^{\circ}/s^2$ ]	Anzahl korrekter Durchgänge [%]
-50	58,9
-25	56,7
0	61,1
25	78,9
50	36,1
Fixation	93,6
-25 "Bounce"	85,0
-50 "Bounce"	72,0

**Tabelle 3.2:** Anteil korrekter Durchgänge für die verschiedenen Bedingungen.



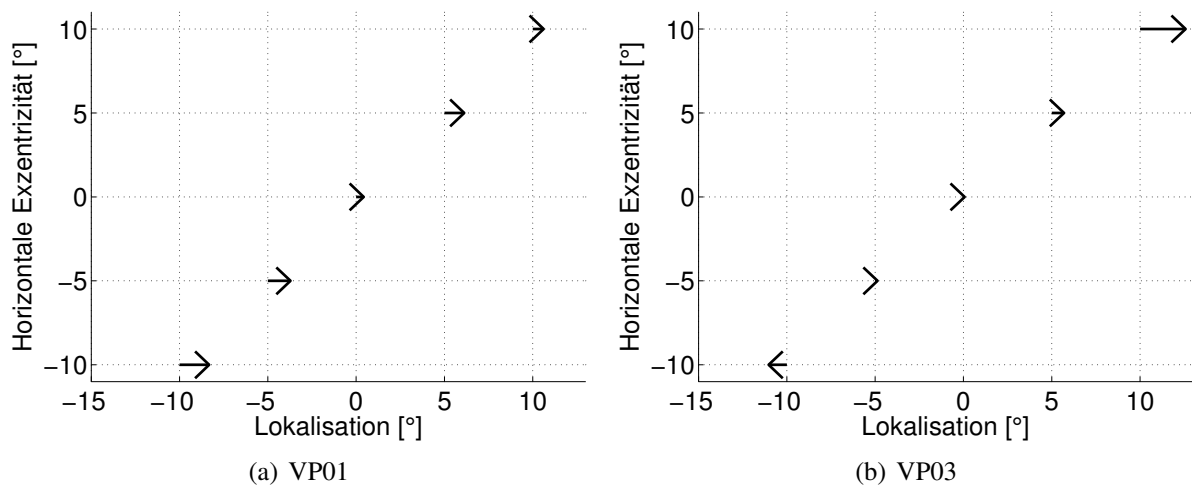
**Abbildung 3.13:** Typisches Lokalisationsmuster für zwei exemplarische Versuchspersonen (VP03 und VP08). Der Startpunkt der Pfeile indiziert die tatsächliche Position des Stimulus, die Pfeilspitze zeigt die durchschnittliche Angabe der Versuchsperson an. Das typische Muster beinhaltet, dass die Lokalisationsfehler foveopetal deutlich größer sind als foveofugal. Die Lokalisationsreize wurden in Richtung der SPEM-bewegung fehlerhaft wahrgenommen. Einige Versuchspersonen nahmen foveofugal präsentierte Reize in SPEM-Richtung verschoben wahr (Beispiel links VP03) und andere entgegengesetzt der SPEM-Richtung (Beispiel rechts, VP08).



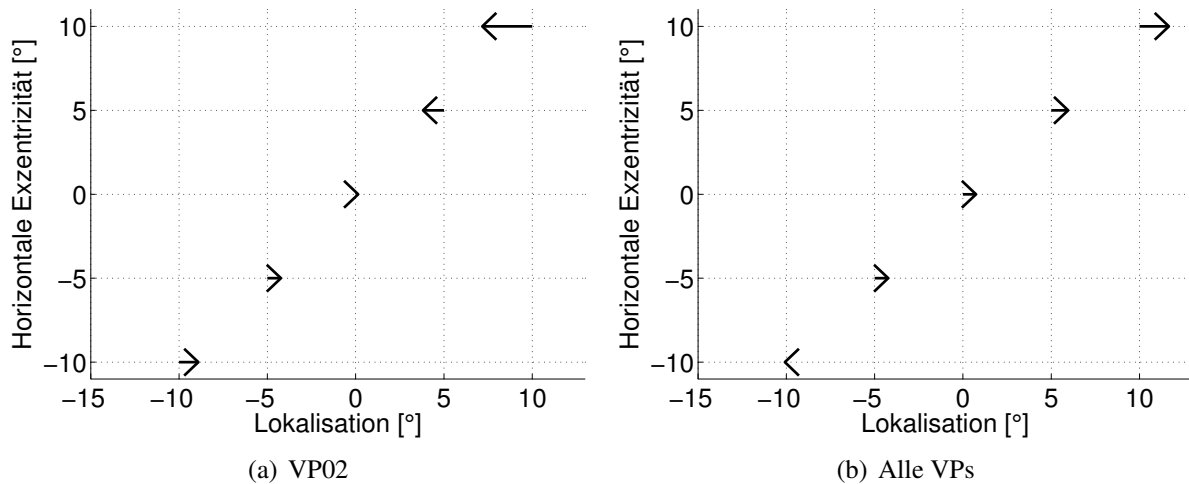
**Abbildung 3.14:** Vergleich der Lokalisationsergebnisse der Versuchsperson (VP02, links) mit den gemittelten Daten der restlichen sieben Versuchspersonen (rechts). Es gelten die gleichen Konventionen wie in Abbildung 3.13. VP02 zeigte ein fundamental anderes Fehlwahrnehmungsmuster als der Rest der Versuchspersonen. Die Lokalisationsreize wurden entgegengesetzt zur SPEM-Richtung fehlerhaft wahrgenommen. Die Exzentrizität der Stimuli hatte auch keinen Einfluss auf die Effektstärke.

Im 1. Kontrollexperiment hatten die Probanden die Aufgabe, während Fixation die gleichen Lokalisationsreize zu orten. Unter den Versuchspersonen gab es eine Varianz an verschiedenen Lokalisationsmustern. Gemeinsam ist allen, dass der Betrag des Ortungsfehlers deutlich geringer war als während glatter Augenfolgebewegungen ( $p < 0,001$ , t-Test). Im Mittel variierten die Antworten im Bereich  $\Delta|E| = [0^\circ - 2.5^\circ]$ . Der exzentrischste Zielreiz  $+10^\circ$  wurde in Einzelfällen auch bis zu  $4,5^\circ$  verschoben wahrgenommen. Abbildung 3.15 zeigt die Antworten zweier exemplarischer Probanden. VP01 zeigt einen Bias nach rechts. In den Bedingungen mit glatten Augenfolgebewegungen war dies die Richtung des SPEM-Ziels. Diesen Effekt fand man in verschieden starken Ausprägungen bei 4 der 8 Probanden. VP03 zeigte eine Expansion des Raumes (Abbildung 3.15 (b)).

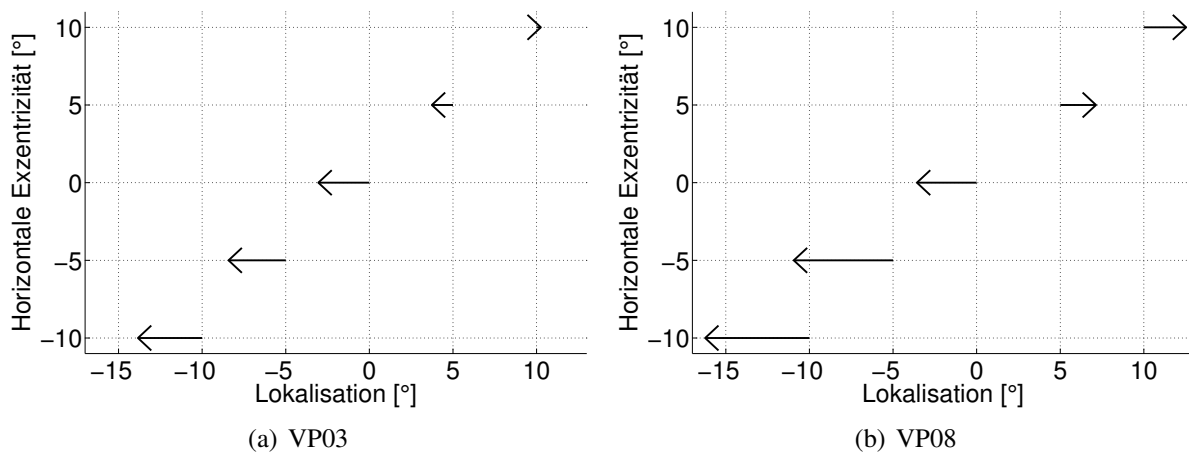
In den “Bouncing-Bedingungen” (s. Kapitel 2.2.1) verfolgten die Probanden ein SPEM-Ziel, welches zum Zeitpunkt der Reizpräsentation die Richtung änderte. In diesen Bedingungen war also im Idealfall während der Reizpräsentation die Augengeschwindigkeit vergleichbar mit der Fixation  $0^\circ/s$ . Andererseits vollführte der Proband zu diesem Zeitpunkt eine stabile glatte Augenfolgebewegung. Abbildung 3.17 zeigt die Ergebnisse für zwei exemplarische Versuchspersonen. Man erkennt ein Lokalisationsmuster, wie man es während einer glatten Augenfolgebewegung von rechts nach links erwarten würde. Die Wahrnehmung war also in die Richtung der zukünftigen Bewegung hin verschoben. Diese Beobachtung war konsistent bei 7 der 8 Versuchspersonen. Wie schon bei der Lokalisation während SPEM zeigte VP02 wieder ein anderes Lokalisationsmuster als der Rest der Probanden (Abb. 3.18).



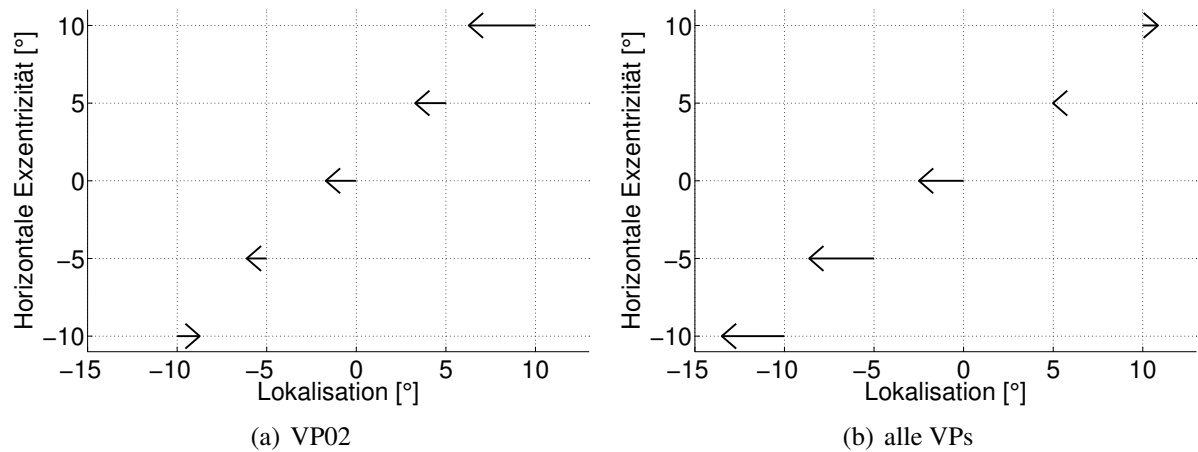
**Abbildung 3.15:** Vergleich der Lokalisation während Fixation zweier exemplarischer Versuchspersonen. Es gelten die gleichen Konventionen wie in Abbildung 3.13. VP01 zeigte einen starken Bias nach rechts, die SPEM-Richtung in den Durchgängen mit Augenfolgebewegungen. VP03 zeigte eine Expansion des wahrgenommen Raumes während Fixation.



**Abbildung 3.16:** VP02 zeigte während Fixation eine Kompression des Raumes. Es gelten die gleichen Konventionen wie in Abbildung 3.13. VP02 zeigte damit wieder ein anderes Lokalisationsmuster als die anderen Versuchspersonen (vgl. Abbildung 3.14). Auf der rechten Seite sind die durchschnittlichen Antworten aller Versuchspersonen zu sehen. Die Lokalisation hatte im Mittel einen Bias nach rechts. Die Fehllokalisation nimmt vom Betrag her von links nach rechts hin zu.



**Abbildung 3.17:** Vergleich der Lokalisation während der “Bouncing-Bedingung” für zwei exemplarische Versuchspersonen. Es gelten die gleichen Konventionen wie in Abbildung 3.13. Man sieht bei den beiden Probanden sowohl einen Halbfeld-Effekt sowie eine Verschiebung in die Richtung, in die sich das SPEM-Ziel in unmittelbarer Zukunft bewegen wird. Die Ergebnisse sind vergleichbar mit Abb. 3.13.



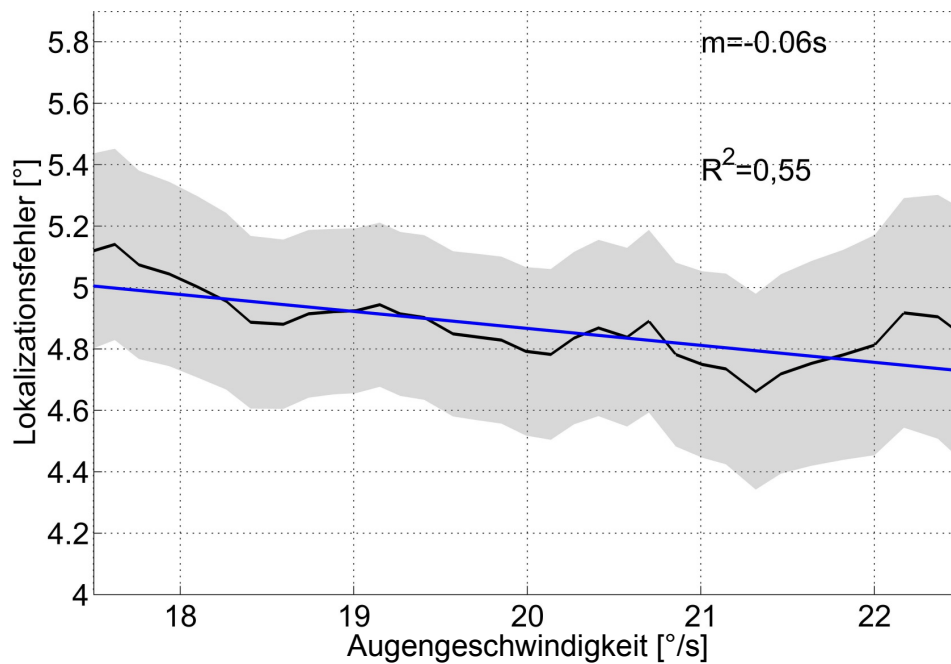
**Abbildung 3.18:** Vergleich der Lokalisation während der “Bouncing-Bedingung” für die VP02 und dem Gesamtergebnis aller Probanden. Es gelten die gleichen Konventionen wie in Abbildung 3.13. VP02 zeigt für eine Verschiebung der Wahrnehmung nach rechts. Die exzentrischesten Lokalisationreize werden aber stark zur Mitte hin wahrgenommen, also gibt es für die Bedingungen  $\pm 10^\circ$  eine Kompression des Raumes.

#### 3.2.4 Einfluss der Augengeschwindigkeit auf die Lokalisation

Während SPEM hat das Auge nicht immer die gleiche Geschwindigkeit wie das SPEM Ziel. Als geschlossener Regelkreis (engl. *closed loop*), war die Augengeschwindigkeit häufig von der SPEM-Zielgeschwindigkeit verschieden. Die Differenz zwischen der Geschwindigkeit des Auges und der der SPEM-Ziels  $\Delta v$  führte zu retinalen Abweichungen (*retinal slip*), die wiederum eine Korrektur durch das okulomotorische System auslösten. Das führte dazu, dass die Geschwindigkeit des Auges während einer glatten Augenfolgebewegung um die Geschwindigkeit des SPEM-Ziels schwankte. In diesem Experiment habe ich den Einfluss der Augengeschwindigkeit zum Zeitpunkt der Präsentation des Lokalisationsziels untersucht. Um die Betrachtung ohne einen potentiellen Einfluss der Augenbeschleunigung zu untersuchen, floss in diese Analyse nur die Bedingung mit konstanter Geschwindigkeit des SPEM-Ziels ein. Abbildung 3.19 zeigt den Einfluss der Augengeschwindigkeit auf die Lokalisation aller Probanden. Der gleitenden Mittelwert in dieser Abbildung verläuft in erster Näherung linear. Über eine lineare Regressionsanalyse wurde die Steigung in diesem Fall mit  $m = -0,06 \text{ s}$  und einem  $R^2 = 0,55$  bestimmt. In der Tabelle 3.3 sind die Ergebnisse aller Versuchspersonen zusammengefasst. Bei drei der acht Versuchspersonen hatte die Regressionsgerade eine positive Steigung, was bedeutet, dass der Lokalisationsfehler mit einer höheren Augengeschwindig-



keit steigt. Bei den anderen fünf war die Steigung negativ. Die Größenordnung der Effekte lag in einem Bereich, in dem eine Differenz der Augengeschwindigkeit von  $\pm 10 \text{ }^\circ/\text{s}$  einen Unterschied in der Fehl Wahrnehmung von  $\pm 0^\circ$  bis  $\pm 1,8^\circ$  ausmacht. Der Einfluss der Augengeschwindigkeit war individuell verschieden.



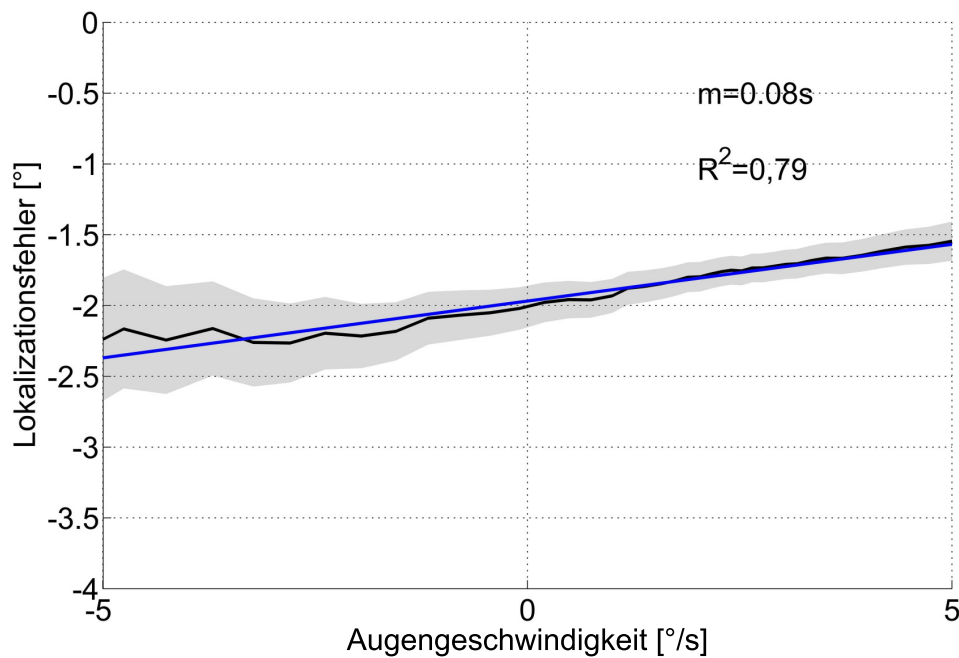
**Abbildung 3.19:** Einfluss der Augengeschwindigkeit auf die Fehllokalisierung aller Probanden. Die schwarze Linie zeigt den gleitenden Mittelwert an. Die graue Fläche gibt das 95%-Konfidenzintervall des Mittelwerts an. Die blaue Linie ist eine Regressionsgerade, die durch die Punkte des gleitenden Mittelwerts berechnet wurde mit der Steigung  $m = -0,06 \text{ s}$  und einem Determinationskoeffizienten  $R^2 = 0,55$ .

VP01		VP02	
Steigung [s]	$R^2$	Steigung [s]	$R^2$
-0,1002	0,28	0,0835	0,73
VP03		VP04	
-0,0350	0,25	-0,1765	0,81
VP05		VP06	
0,1592	0,73	-0,1072	0,47
VP07		VP08	
-0,1090	0,73	-0,1757	0,57

**Tabelle 3.3:** Steigungen der Einzelversuchspersonen mit Determinationskoeffizienten  $R^2$  als Indikator für den Einfluss der Augengeschwindigkeit auf die Lokalisationsfähigkeit. Siehe auch Abbildung 3.19.

### 3 Ergebnisse

In der Abbildung 3.19 ist der Einfluss der Augengeschwindigkeit auf die Lokalisation von den Daten aller Versuchspersonen dargestellt. Die Steigung der Regressionsgerade beträgt  $m = -0,06 \text{ s}$ . Dies bedeutet, dass eine Differenz in der Augengeschwindigkeit von  $10^\circ/\text{s}$  in der Gruppenauswertung eine Änderung in der Fehlwahrnehmung von  $\approx -0,6^\circ$  induziert. In dem “Bouncing-Kontrollexperiment” änderte das SPEM-Ziel zum Zeitpunkt der Reizpräsentation seine Richtung und hatte zu diesem Zeitpunkt die Geschwindigkeit  $0^\circ/\text{s}$ . Auch hier wurde der Einfluss der tatsächlichen Augengeschwindigkeit auf die Wahrnehmung der Lokalisationsreize untersucht. Abbildung 3.20 zeigt die Daten aller Versuchspersonen. Es lag ein klarer linearer Effekt vor mit einer Steigung des Lokalisationsfehlers von  $m = 0,08 \text{ s}$  mit  $R^2 = 0,79$ . In den “Bouncing-Bedingungen”, in denen die Schwankung in der Augengeschwindigkeit einen Vorzeichenwechsel in der Bewegungsrichtung des Auges bedeuten kann, ist dieser Effekt konsistent bei allen Versuchspersonen.



**Abbildung 3.20:** Einfluss der Augengeschwindigkeit auf die Fehlwahrnehmung in den “Bouncing-Bedingungen”. Hier sind die Daten aller Versuchspersonen dargestellt. Es gelten die gleichen Konventionen wie in Abbildung 3.19. Die Regressionsgerade hat eine Steigung von  $m = 0,08 \text{ s}$  und ein  $R^2 = 0,79$ .

### 3.3 Ergebnisse des Experiments C

In die Analyse gingen die Ergebnisse von 23 Zellen ein. Voraussetzung dafür, dass eine Zelle in der Analyse verwendet wurde, war, dass sie sowohl in der Fixationsbedingung als auch in der SPEM-Bedingung ein rezeptives Feld zeigte, welches die Bedingungen nach Kapitel 2.3.2 erfüllte.

#### 3.3.1 Räumliche und zeitliche Eigenschaften der rezeptiven Felder

Während der Affe einen weißen Punkt (Target) im Raum fixierte oder glatte Augenfolgebewegungen auf das bewegte Target ausführte, wurde mit jeder Bildwiederholung an einem zufälligen Ort um das Target ein horizontaler Balken mit einer Breite von  $1,5^\circ$  präsentiert. Diese Balken waren isoluminant und hatten jeweils eines von fünf verschiedenen Spektren. Ob die neuronale Antwort sich nach Präsentation eines Stimulus im Mittel signifikant von der Grundaktivität unterschied, wurde über eine Gauß-Statistik bestimmt (z-Werte, siehe Kapitel 2.3.2). Über diese Analyse konnte sowohl die räumliche Lage der RF bestimmt werden als auch die temporale Dynamik der mittleren neuronalen Antwort nach Präsentation eines Stimulus. Aus den Antworten auf diese Stimuli wurde die durchschnittliche neuronale Antwort auf die Stimulation bestimmt. Aus den Feuerraten wurden dann die z-Werte bestimmt und diese in räumlich-zeitlichen Karten aufgetragen. Als erster Schritt wurden für die Analyse der raum-zeitlichen Eigenschaften der Zellen die neuronalen Antworten auf alle Stimuli gemessen, unabhängig vom jeweiligen Spektrum der Stimuli. Die einzelnen Zellen zeigten unterschiedliche Antworten, die sich in fünf verschiedene Kategorien einordnen ließen. Abbildung 3.21 zeigt Beispiele für unterschiedliche neuronale Antworten. Der Großteil ( $12/23 \approx 52\%$ ) der Zellen zeigte eine rein exzitatorische Antwort (Abb. 3.21 a). Bei einem kleinen Teil der Zellen ( $3/23 \approx 13\%$ ) wurden ausschließlich inhibitorische Signale beobachtet (Abb. 3.21 b). Die restlichen Zellen ( $8/23 \approx 35\%$ ) zeigten sowohl exzitatorische als auch inhibitorische Antworten. Diese Zellen zeigten verschiedene Dynamiken. Bei einer Untergruppe dieser Zellen ( $3/23 \approx 13\%$ ) waren die inhibitorischen Signale von den exzitatorischen Signalen lateral verschoben (Abb. 3.21 c). Ein weiterer Anteil der Zellen zeigte einen deutlichen räumlichen Überlapp der exzitatorischen und inhibitorischen Antworten, der aber zeitlich getrennt war. Dabei konnte die Inhibition sowohl deutlich vor der Exzitation auftreten, wie es bei  $3/23 \approx 13\%$  der Zellen der Fall war (Abb. 3.21 d). Der umgekehrte Fall, dass die inhibitorische Antwort nach der exzitatorischen Antwort zu beobachten war, war bei  $2/23 \approx 9\%$  der Zellen der Fall. Exzitatorische und inhibitorische Anteile des rezeptiven Feldes wurden getrennt analysiert.  $21/23 \approx 91\%$  der Zellen hatten ein rezeptives Feld in einem Bereich, dessen räumliche, horizontale Komponente die Fovea einschloss.

Die räumlichen und zeitlichen Eigenschaften der rezeptiven Felder wurden separat für die SPEM- und Fixationsbedingungen analysiert. Die Abbildung 3.22 zeigt diese Analyse exemplarisch für die Antworten einer Zelle. Die mittlere Feuerrate nach Präsentation eines Stimulus während SPEM ist relativ zur Fovea in einer Raum-Zeit-Karte aufgetragen (Abb. 3.22 a). Die Bereiche der Karte, in denen sich die neuronale Aktivität nach den Kriterien der Gauß-Statistik (Kapitel 2.3.2) signifikant unterschied, wurden weiß umrandet dargestellt. Per Massenmittlungsrechnung wurde die Lage des Schwerpunkts dieser signifikanten Cluster bestimmt. Ab-

bildung 3.22 b zeigt den Vergleich der Lage der RF zwischen Fixation und SPEM. Die signifikanten neuronalen Antworten haben sowohl räumlich wie auch zeitlich einen deutlichen Überlapp bei dieser exemplarischen Zelle. Für die Populationsanalyse wurden die räumliche Position der Massenmittelpunkte zwischen Fixation und SPEM analysiert. Die rezeptiven Felder wurden sowohl während glatter Augenfolgebewegungen als auch während Fixation klar in retinazentrierten Koordinaten kodiert. Rezeptive Felder ließen sich nur relativ zur Fovea bestimmen. Wurde die Analyse in Bildschirmkoordinaten (kopfzentriert) durchgeführt, konnten keine rezeptiven Felder gefunden werden. Die Lage der rezeptiven Felder der Zellen unterschied sich nicht signifikant in beiden Bedingungen ( $p=0,93$ ; paarweiser t-Test). In Abbildung 3.23 wird in einem Streudiagramm die Lage der Massenmittelpunkte der RFs während Fixation und SPEM verglichen. Der Determinationskoeffizient (Gleichung 2.3) betrug  $R^2 = 0,93$  und die Steigung einer linearen Regression war mit  $m = 1,05 \pm 0,1$  nicht signifikant von der Identität  $m = 1$  verschieden ( $p=0,37$ ; t-Test, vgl. Kapitel 2.1.3).

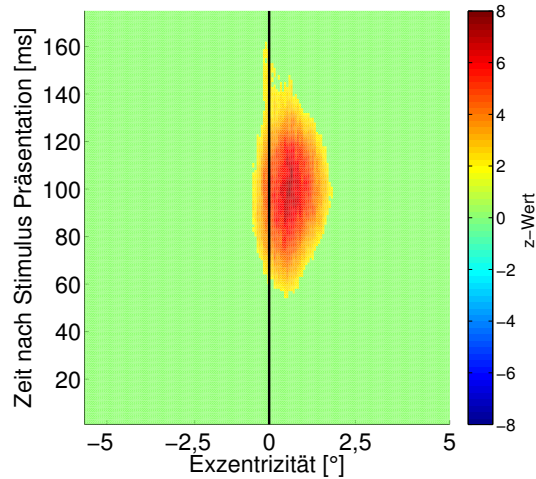
Als weitere Parameter wurde die Latenz  $L$  bis zur ersten statistisch signifikanten neuronalen Antwort, die maximale Dauer  $T$  der Impulsfunktion, die Breite  $B$  des rezeptiven Feldes und die Fläche  $A$  eines Clusters der signifikanten neuronalen Antwort in  $[\text{ms}]$  ausgewertet. In der Abbildung 3.22 c sind diese Parameter am Beispiel eines Datenclusters der weiter oben präsentierten Beispielzelle illustriert. Die Latenz der exzitatorischen Antworten während SPEM betrug  $L_{EX:SPEM} = (82 \pm 11) \text{ ms}$  und  $L_{EX:FIX} = (83 \pm 10) \text{ ms}$  (vgl. Abb. 3.24). Die beiden Gruppen hatten keine signifikanten Unterschiede ( $p=0,55$ ; paarweiser t-Test). Die Latenzen der inhibitorischen Antworten waren ebenfalls nicht signifikant unterschiedlich ( $p=0,08$ ; paarweiser t-Test) während SPEM und Fixation ( $L_{IN:SPEM} = (68 \pm 19) \text{ ms}$  und  $L_{IN:FIX} = (76 \pm 21) \text{ ms}$ , Abb. 3.24).

In der Abbildung 3.22 b ist der Überlapp der signifikanten Bereiche einer Beispielzelle während SPEM und Fixation dargestellt. Die Fläche  $A$  eines rezeptiven Feldes reflektiert die Größe der räumlichen und zeitlichen Ausdehnung eines Datenclusters, in dem die neuronale Aktivität der Zelle signifikant von der Grundaktivität verschieden war. In die Fläche geht sowohl die Dauer der signifikant erhöhten Aktivität ein als auch die räumliche Breite des rezeptiven Feldes. Die Fläche der exzitatorischen Antwort (links) war deutlich größer als die Fläche der inhibitorischen Antwort (rechts). Auf Populationsebene waren die RFs während SPEM ebenso deutlich größer im Vergleich mit den RFs während Fixation ( $A_{SPEM} = (85 \pm 15) [\text{ms}]$  gegen  $A_{Fixation} = (69 \pm 11) [\text{ms}]$ ;  $p<0,05$ ; paarweiser t-Test). Abbildung 3.25 zeigt die Populationsdaten der Flächen in einem Scatterplot. Die Zelle in Abbildung 3.22 B zeigt bei den exzitatorischen Antworten (links) einen großen Überlapp zwischen der Fixationsbedingung und der Bedingung während SPEM. Obwohl die räumliche Lage des Massenmittelpunkts der inhibitorischen Antwort der Beispielzelle (Abb. 3.22 b, links) während SPEM und Fixation gut übereinstimmt, nimmt die neuronale Antwort während SPEM eine deutlich größere Fläche ein. In der Populationsanalyse bestätigt sich dieser Befund. Bei der Untergruppe exzitatorischer Antworten unterschieden sich die RF-Größen nicht signifikant ( $A_{EX:SPEM} = (87 \pm 21) [\text{ms}]$  gegen  $A_{EX:Fixation} = (77 \pm 14) [\text{ms}]$ ;  $p=0,38$ ; paarweiser t-Test). Unterschiede sind bei den Größen der RFs bei den inhibitorischen Antworten zu beobachten (Abb. 3.25). Die Flächen waren während SPEM deutlich größer als während Fixation ( $A_{IN:SPEM} = (82 \pm 21) [\text{ms}]$  gegen  $A_{IN:Fixation} = (57 \pm 15) [\text{ms}]$ ;  $p<0,05$ ; paarweiser t-Test).

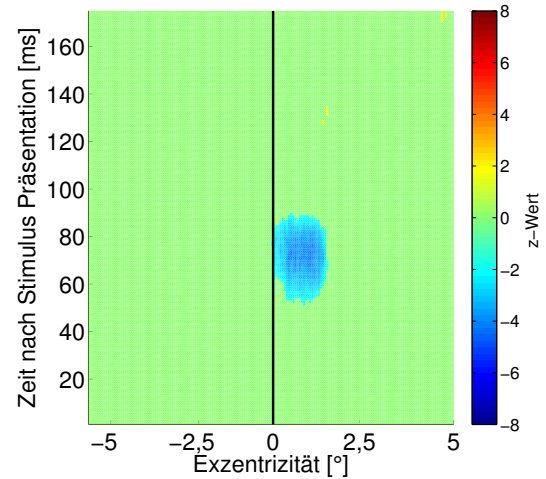
Die räumliche Breite  $B$  (vgl. Abb. 3.22 c) unterscheidet sich nicht signifikant in den beiden

Bedingungen. Die Breite der RFs betrug  $B = 1,9^\circ \pm 0,53^\circ$  (Abb. 3.26).

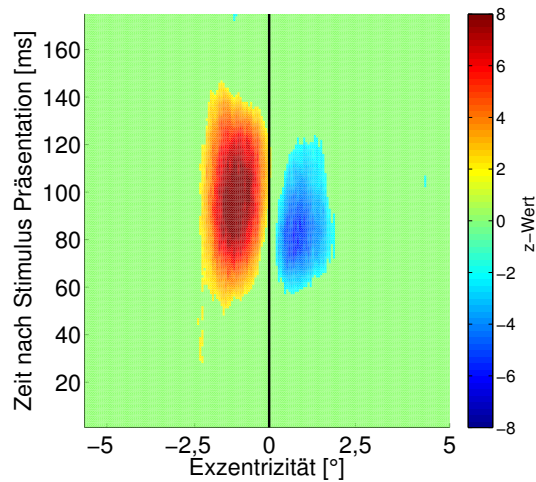
Die Antwortzeit  $T$  (vgl. Abb. 3.22 c) der inhibitorischen Antworten war signifikant kürzer während Fixation  $\Delta t = (13,1 \pm 9) \text{ ms}$  ( $p < 0,05$ ; paarweiser t-Test) gegenüber den glatten Augenfolgebewegungen. Die Antwortzeiten liegen um  $t_{IN:Fixation} = (50 \pm 12) \text{ ms}$  und  $t_{IN:SPEM} = (63 \pm 15) \text{ ms}$ . Die Antwortzeiten exzitatorischer Antworten unterscheiden sich mit  $t_{EX:Fixation} = (63 \pm 8) \text{ ms}$  und  $t_{EX:SPEM} = (62 \pm 10) \text{ ms}$  nicht signifikant ( $p = 0,86$ ; paarweiser t-Test).



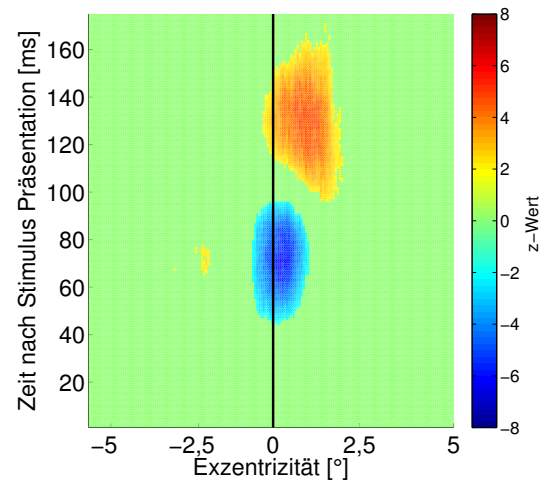
(a) Exzitation - N=12



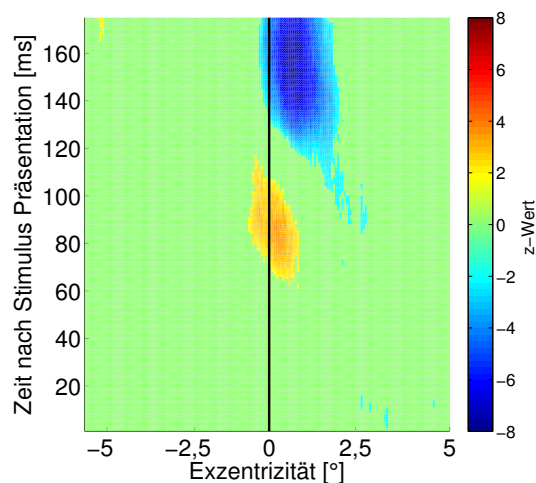
(b) Inhibition - N=3



(c) Exzitation und Inhibition I - N=3

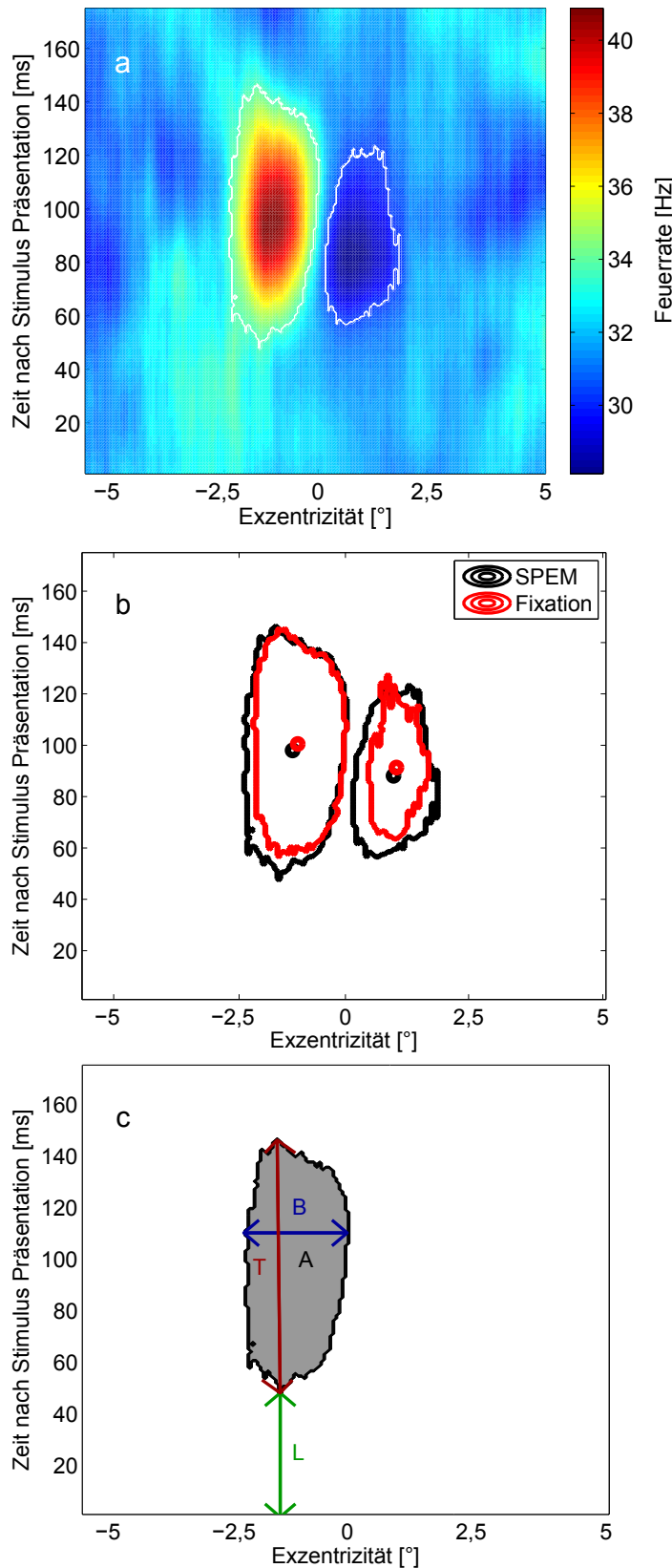


(d) Exzitation und Inhibition II - N=3



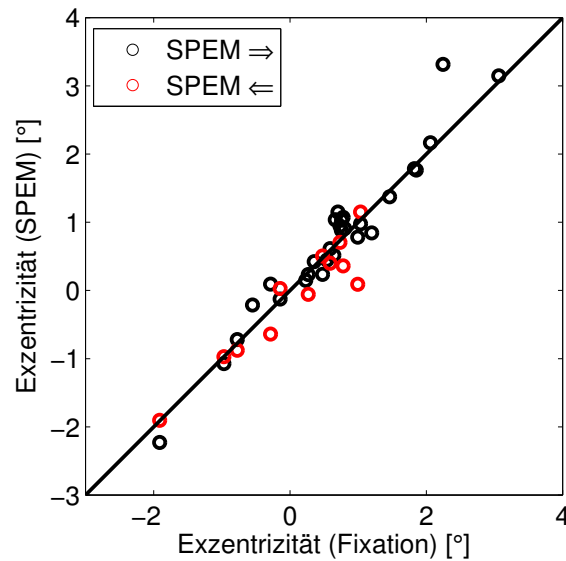
(e) Exzitation und Inhibition III - N=2

**Abbildung 3.21:** Beispiele für unterschiedliche neuronale Antworten. Zu sehen sind Raum-Zeit-Karten der neuronalen Antworten. Auf der x-Achse ist die Exzentrizität der Stimuli relativ zur Blickrichtung aufgetragen. Die schwarze Linie bei  $0^\circ$  entspricht der Position der Fovea. Auf der y-Achse ist die Zeit nach Stimuluspräsentation aufgetragen. Farblich kodiert sind die z-Werte der neuronalen Antworten. Allen nicht signifikanten z-Werten ( $|z| < 1,96$ ) wurde zur Illustration der Wert  $z=0$  zugewiesen.

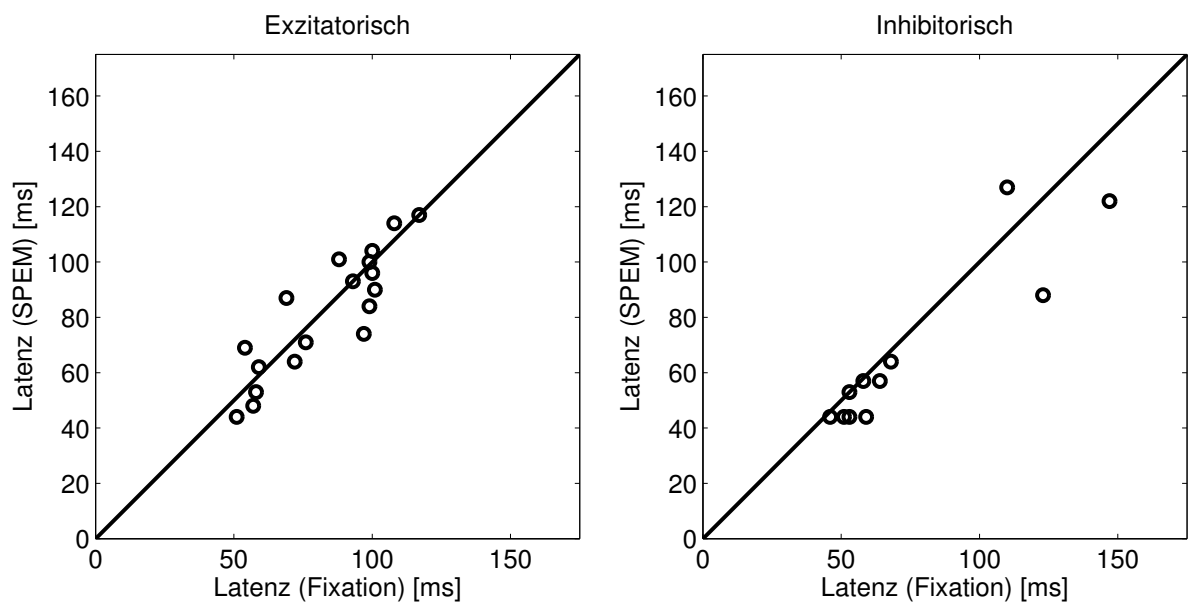


**Abbildung 3.22:** Illustration der Analyse der neuronalen Antworten am Beispiel einer Zelle. In der Abbildung a ist die mittlere neuronale Aktivität in einer Raum-Zeit-Karte als Antwort auf visuelle Stimulation während SPEM einer exemplarischen Zelle gezeigt. Die Aktivität in den umrandeten Bereichen unterschied sich nach den Kriterien aus Kapitel 2.3.2 signifikant von der Grundaktivität. Die räumliche Koordinate (x-Achse) gibt die Lage der Stimuli (Farbbalken) relativ zur Fovea ( $0^\circ$ ) an. Auf der Zeitachse (y-Achse) ist die Dynamik der durchschnittlichen Feuerrate nach Präsentation eines Stimulus zu beobachten. In der Abbildung b sind die signifikanten Antworten der selben Zelle während SPEM (schwarz) und Fixation (rot) gegenübergestellt. Der Punkt in der Mitte gibt die per Massenmittlungsrechnung bestimmte Lage des Zentrums des rezeptiven Feldes an. In der Abbildung c ist exemplarisch für die exzitatorische Antwort während SPEM dieser Beispielszelle illustriert, wie die Latenz der neuronalen Antwort  $L$ , die Breite  $B$  des RFs, die mittlere Dauer der Impulsantwort  $T$  und die Fläche der signifikanten neuronalen Antwort  $A$  bestimmt wurde.



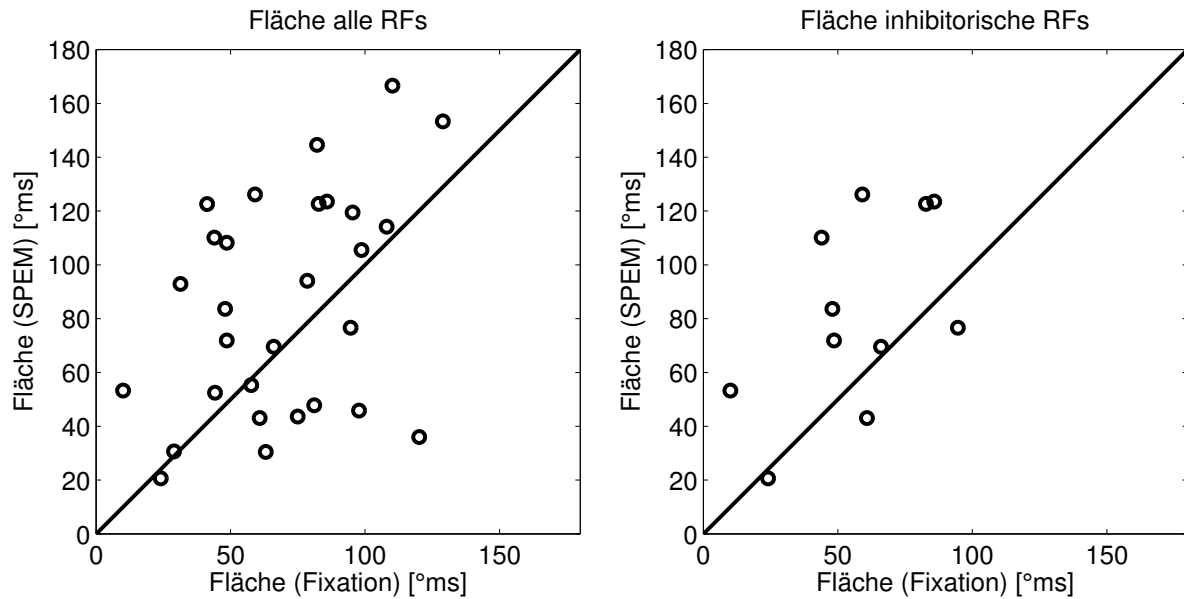


**Abbildung 3.23:** Lage des Massenmittelpunkts der RFs im Raum. Aufgetragen sind die Massenmittelpunkte während Fixation, gegen die Lage während SPEM. Es sind exzitatorische und inhibitorische RFs berücksichtigt. Die schwarzen Punkte zeigen die Lage der RFs bei SPEM von links nach rechts im Vergleich mit Fixation. Rote Punkte stellen die Lage der RFs während SPEM von rechts nach links dar. Die schwarze Linie stellt die Identität dar.

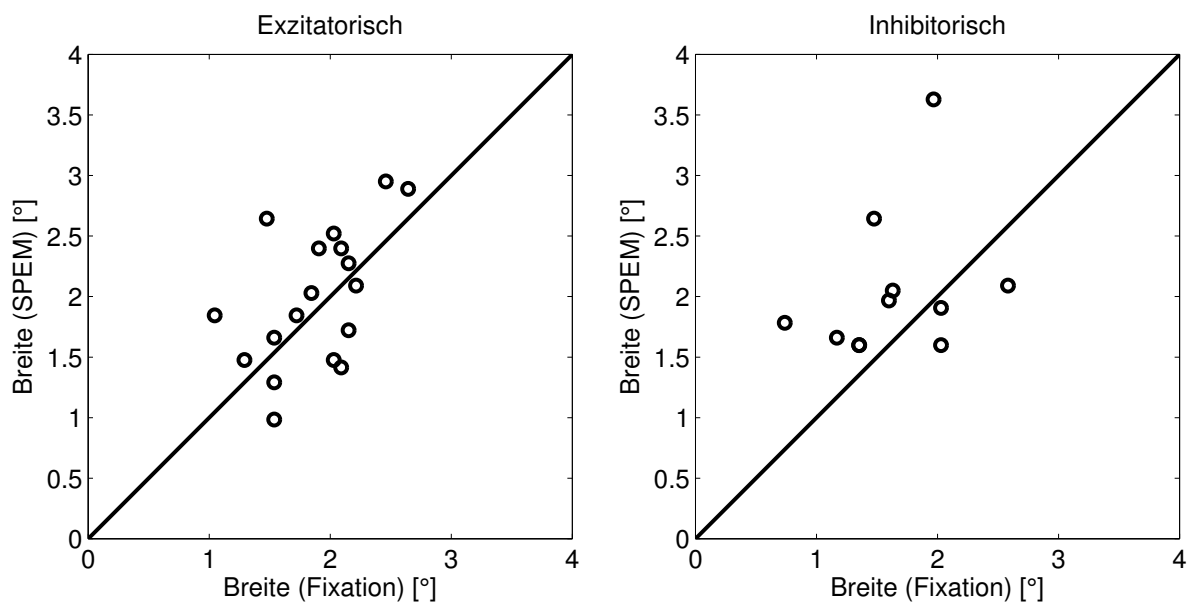


**Abbildung 3.24:** Vergleich der Latenz der exzitatorischen (links) und inhibitorischen Antworten während SPEM und Fixation. Es gibt keine signifikanten Unterschiede zwischen den Gruppen (exzitatorisch:  $p=0,31$ ; inhibitorisch:  $p=0,08$ ; paarweiser t-Test). Die schwarze Linie stellt die Identität dar.





**Abbildung 3.25:** Vergleich der Fläche aller rezeptiven Felder (links) und der Fläche der inhibitorischen Antworten während SPEM und Fixation. Beide Gruppen haben signifikante Unterschiede (alle:  $p < 0,05$ ; inhibitorisch:  $p < 0,05$ ; paarweiser t-Test). Die schwarze Linie stellt die Identität dar.



**Abbildung 3.26:** Vergleich der Breite der exzitatorischen (links) und inhibitorischen Antworten während SPEM und Fixation. Es gibt keine signifikanten Unterschiede zwischen den Gruppen (exzitatorisch:  $p = 0,55$ ; inhibitorisch:  $p = 0,06$ ; paarweiser t-Test). Die schwarze Linie stellt die Identität dar.

### 3.3.2 Antworten auf Reize mit unterschiedlichen chromatischen Spektren

In pseudorandomisierter Reihenfolge wurden mit jeder Bildwiederholung Stimuli mit einem von fünf unterschiedlichen isoluminanten, chromatischen Spektren präsentiert (vgl. Kapitel 2.3.1). Bei einer Untergruppe von 13 Zellen löste Stimulation mit Reizen unterschiedlicher Farbspektren differenzierte neuronale Antworten aus. Welcher Reiz die stärkste neuronale Antwort auslöste, war bei den hier untersuchten Zellen sehr unterschiedlich. Jeweils  $5/13=38\%$  der Zellen zeigte die vom Betrag her stärkste neuronale Antwort bei Stimuli, deren Spektrum im blauen oder im roten Bereich lag.  $2/13=15\%$  der Zellen antworteten am stärksten auf grüne Farbbalken, und eine der Zellen (8 %) zeigte die stärkste Antwort auf Stimuli im gelben Bereich. Dabei zeigten 12 dieser 13 Zellen unterschiedliche neuronale Antworten im Vergleich der Bedingungen Fixation und SPEM. In Abbildung 3.27 sind die neuronalen Antworten während SPEM und Fixation anhand einer Beispielszelle dargestellt. Diese Zelle zeigte für Stimuli im grünen Bereich des Spektrums die stärksten neuronalen Antworten. Während SPEM zeigte diese Zelle signifikante Antworten auf jeden der Stimuli. Diese Antworten waren abhängig von den chromatischen Eigenschaften der Stimuli unterschiedlich stark ausgeprägt. Während Fixation löste Stimulation deutlich schwächere Peakantworten aus ( $p<0,001$ ; paarweiser t-Test). Stimulation durch Reize, deren Farbspektrum im roten, blauen oder gelben Bereich lagen, veränderten die Aktivität der Zelle während Fixation kaum. Bei  $10/13=77\%$  der Zellen wurden während glatter Augenfolgebewegungen höhere z-Werte im Vergleich zur Fixation beobachtet. Die Abbildung 3.28 a illustriert die unterschiedlichen neuronalen Antworten in kompakter Form. Zu sehen sind neuronale Antworten abhängig vom Ort der Stimulation relativ zur Fovea zum Zeitpunkt der maximalen Antwort auf einen Reiz (vgl. Kapitel 2.3.1). Man erkennt deutlich, dass der blaue Reiz im Fall der Fixation die stärkste neuronale Antwort auslöste und die Antworten auf Stimuli der restlichen Farbspektren knapp an oder unter der Schwelle von  $z > 1,96$  waren. Während SPEM waren bei dieser Zelle aber auch die Antworten auf alle anderen chromatischen Stimuli auf dem Niveau des blauen Reizes während Fixation. So sind auch diese Antworten über der Schwelle von  $z>1,96$ .  $2/13=15\%$  der Zellen zeigten den umgekehrten Fall, nämlich höhere z-Werte während Fixation im Vergleich mit der SPEM-Bedingung (vgl. Abb. 3.28 b), und bei einer der Zellen (8 %) gab es keine Unterschiede zwischen den Bedingungen (vgl. Abb. 3.28 c).

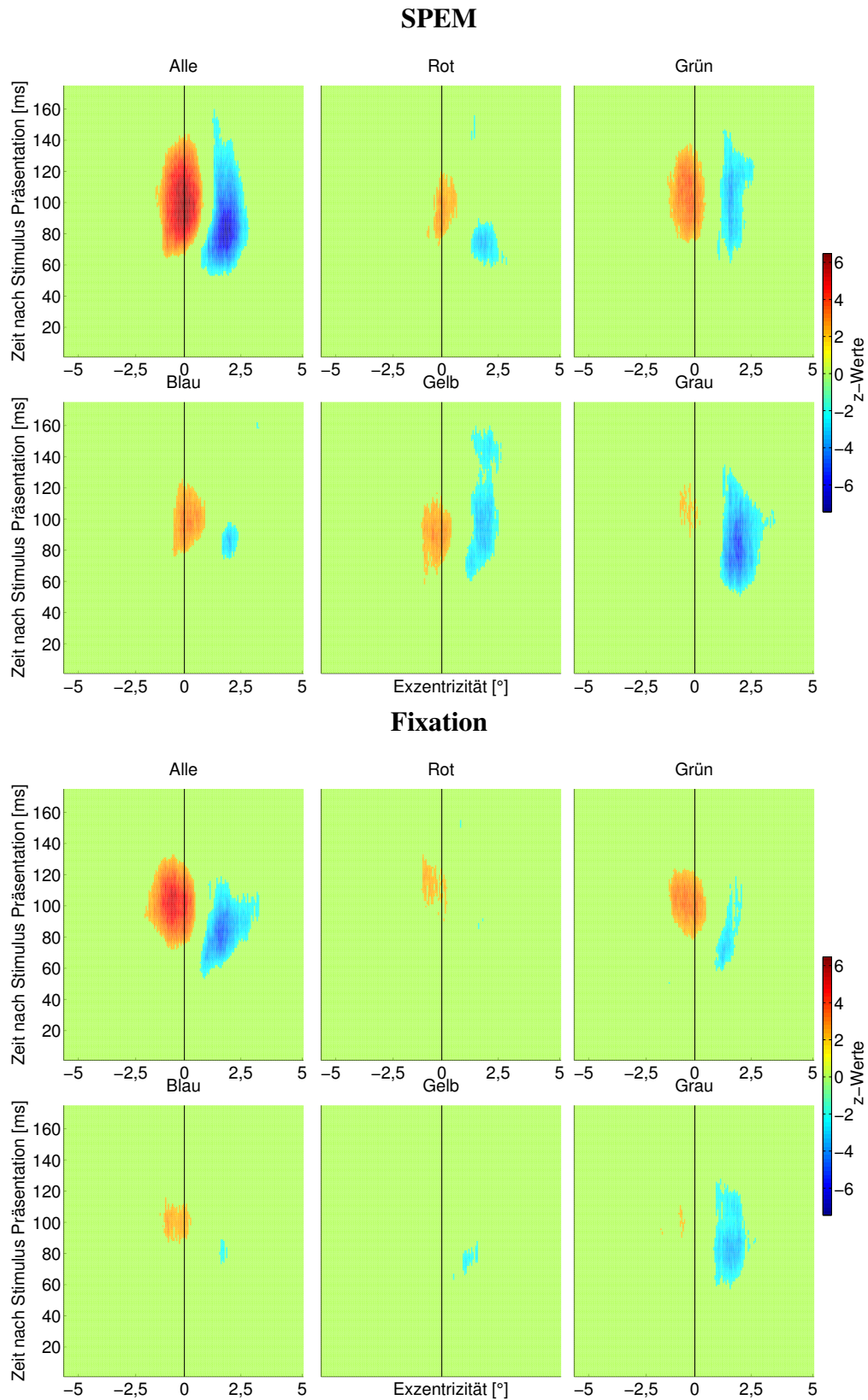
Als chromatische Diskriminierbarkeit wurde die Differenz aus den Maxima der neuronalen Antwort auf den optimalen Stimulus und den Maxima des orthogonalen Stimulus definiert (vgl. Kapitel 2.3.2). Die Abbildung 3.29 zeigt anhand einer Beispielszelle die Diskriminierbarkeit  $\Delta z$  einer Zelle während SPEM und Fixation. Zu sehen sind die z-Werte nach Präsentation eines Stimulus im rezeptiven Feld. Das  $\Delta z$  in diesem Beispiel ist deutlich größer während glatter Augenfolgebewegungen im Vergleich mit der Fixation. Die Diskriminierbarkeit  $\Delta z$  wurde für inhibitorische und exzitatorische Antworten während SPEM untersucht. Abbildung 3.30 a zeigt den Vergleich der  $\Delta z$  Werte zwischen Fixation und SPEM im Scatterplot. Es gab hier keinen signifikanten Effekt in der Gruppenanalyse ( $p=0,24$ ; paarweiser t-Test).

Als Detektierbarkeit wurde das arithmetische Mittel der maximalen Antwort auf einen der

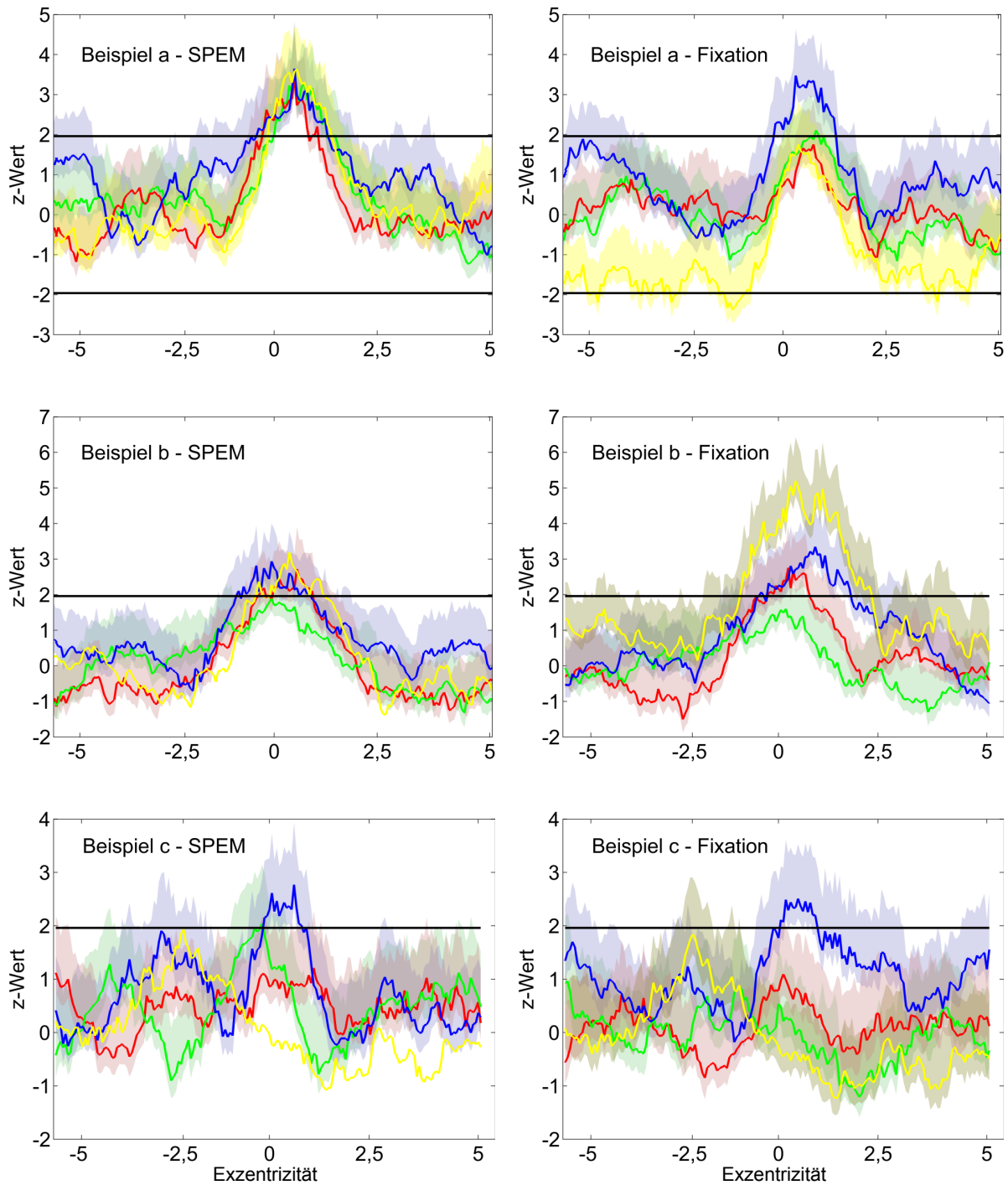
fünf Stimuli bezeichnet.

$$D := \sum_i^N \frac{\max(|z_{\lambda,i}|)}{N} \quad (3.1)$$

In der Abbildung 3.29 wurde das Niveau der Diskriminierbarkeit in den beiden Bedingungen mit einem  $D$  markiert. Die Abbildung 3.30 b zeigt die Detektierbarkeit aller Zellen als Scatterplot im Vergleich der Bedingungen während SPEM und Fixation. Bei der Detektierbarkeit chromatischer Stimuli gab es klare Unterschiede zwischen der Fixations- und der SPEM-Bedingung zu beobachten. Während SPEM ist auf Populationsebene die Detektierbarkeit der chromatischen Reize deutlich erhöht im Vergleich zur Detektierbarkeit während Fixation ( $p < 0,001$ ; paarweiser t-Test).

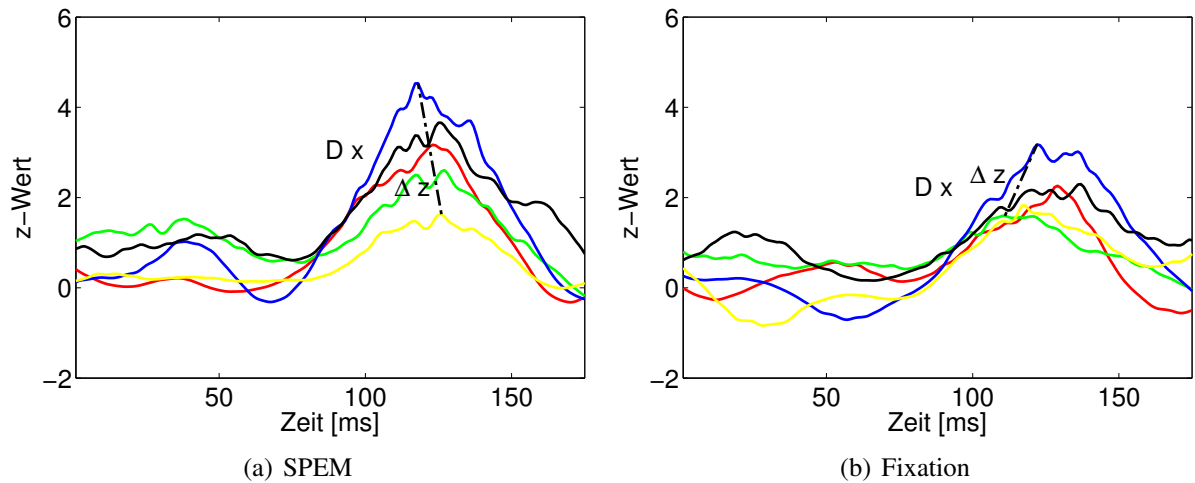


**Abbildung 3.27:** Vergleich der neuronalen Antworten einer Beispiellelle auf chromatische Stimuli zwischen SPEM und Fixation. Es gelten die gleichen Konventionen wie in Abbildung 3.21.

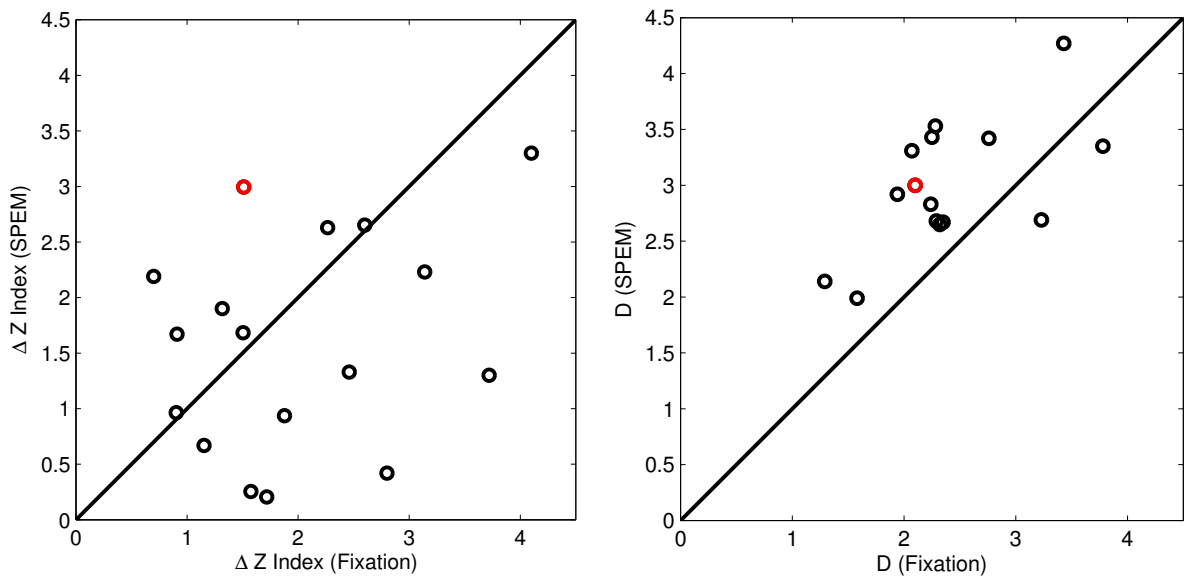


**Abbildung 3.28:** Neuronale Antworten auf Stimuli mit unterschiedlicher Spektralzusammensetzung. Hier sind drei Beispiele für Zellen zu sehen, bei denen chromatische Stimuli während glatter Augenfolgebewegungen eine stärkere neuronale Antwort auslösen. Zu sehen sind z-Werte aufgetragen gegen die Exzentrizität eines Stimulus zum Zeitpunkt des Maximums  $t_M$ . Die Farben zeigen die Chromatizität der Stimuli an. Die Fehlerbereiche sind 95%-Konfidenzintervalle.

### 3 Ergebnisse



**Abbildung 3.29:** Bestimmung der Diskriminierbarkeit  $\Delta z$  bei einer Beispielzelle. In diesem Fall nimmt die Diskriminierbarkeit chromatischer Stimuli während SPEM deutlich zu. Der mit  $D$  gekennzeichnete Punkt zeigt das Niveau der Detektierbarkeit an. Dieser ist das arithmetische Mittel aller Maxima in einer Bedingung.



**Abbildung 3.30:** Vergleich zwischen spektralen Diskriminierbarkeit  $\Delta z$  und der Detektierbarkeit  $D$  während SPEM und Fixation. Die rot markierten Punkte sind die Beispielwerte die sich aus den Daten in Abbildung 3.29 ergeben. Die Diskriminierbarkeit  $\Delta z$  zeigt zwischen den beiden Bedingungen keine signifikanten Unterschiede ( $p=0,24$ ; paarweiser t-Test). Die Detektierbarkeit von chromatischen Stimuli ist während SPEM deutlich erhöht ( $p<0,001$ ; paarweiser t-Test).

# 4 Diskussion

## 4.1 Diskussion Experiment A

### 4.1.1 Unimodale Lokalisation während periodischer glatter Augenfolgebewegungen

In diesem Experiment wurde die Lokalisation und Integration audiovisueller Reize während glatter Augenfolgebewegungen und Fixation untersucht. Die visuelle Lokalisation zeigte dabei eine andere Topographie als es aus den Ergebnissen von van Beers et al. (2001) zu erwarten gewesen wäre. An den Umkehrpunkten wurden die visuellen Lokalisationsreize in Richtung der zukünftigen glatten Augenfolgebewegung hin verschoben wahrgenommen. Dies stimmt mit den Ergebnissen von Rotman et al. (2004) überein, die gezeigt haben, dass die Richtung der glatten Augenfolgebewegung nach der Präsentation des Lokalisationsreizes die Topographie der Lokalisation beeinflusst. Der Unterschied zu den Studien von van Beers et al. (2001) und Rotman et al. (2004) ist, dass in diesem Experiment foveofugale und foveopetale Reize deutlich größere Lokalisationsfehler aufgewiesen haben, als der foveal präsentierte Reiz. Dieses Ergebnis ist in vielerlei Hinsicht unerwartet. In Kapitel 3.2.3 wurde gezeigt, dass bei der Reizpräsentation am Umkehrpunkt in der “Bouncing-Bedingung” die Fehllokalisation eine vergleichbare Topographie aufwies wie bei Rotman et al. (2004). Der einzige Unterschied zwischen der Reizpräsentation am Umkehrpunkt des Pendels und der “Bouncing-Bedingung” im Experiment B war, dass die periodische glatte Augenfolgebewegung des Pendels nach der Präsentation des Lokalisationsreizes für ein bis zwei Schwingungen weiter ausgeführt wurde. Es ist bekannt, dass periodische und lineare Trajektorien zu unterschiedlichen Ergebnissen führen können. Beispielsweise zeigten die Autoren um Eli Brenner in ihren beiden Studien (Brenner et al., 2001; Kerzel et al., 2006) unterschiedliche Effekte bei periodischen und linearen Trajektorien, allerdings ohne diese Diskrepanz zu bemerken. Während der langsamen Phasen eines OKN werden Lokalisationsreize weitgehend unabhängig von ihrer Exzentrizität in Richtung der langsamen Phase verschoben wahrgenommen (Kaminiaz et al., 2007). Auch bei einem OKN wird die Augenposition räumlich, periodisch moduliert. Aufgrund dieser Befunde halte ich es für möglich, dass die Exzentrizitätseffekte am Umkehrpunkt, wie sie bei van Beers et al. (2001); Rotman et al. (2004); Königs und Bremmer (2010) und in Kapitel 3.2.3 beobachtet wurden durch die periodische Augenbewegung teilweise aufgehoben werden können. Ein weiterer Unterschied zwischen den Experimenten A und B waren die Lokalisationsreize. Im Experiment A waren es weiße Rechtecke und im Experiment B wurden rote Lichtpunkte mit einem Laserpointer an die Leinwand projiziert. Allerdings führten unterschiedliche visuelle Lokalisationsreize in früheren Studien (van Beers et al., 2001; Rotman et al., 2004; Königs und Bremmer, 2010) immer zu ähnlichen Ergebnissen, was dies als

Ursache unwahrscheinlich macht.

Am Nulldurchgang war die Topographie der Fehlwahrnehmung unimodaler visueller Reize mit einer Ausnahme mit den Ergebnissen von van Beers et al. (2001) und Königs und Bremmer (2010) kompatibel. Die Lokalisationsfehler waren auch deutlich geringer als die Lokalisationsfehler an den Umkehrpunkten. Dieses Ergebnis unterschied sich von den Ergebnissen der “Bouncing-Bedingungen” aus Experiment B im Kapitel 3.2.3. Die Lokalisationsfehler in den “Bouncing-Bedingungen” waren deutlich kleiner als in den anderen Bedingungen des Experiments B mit hohen ( $20^\circ/s$ ) Geschwindigkeiten des SPEM-Ziels. Auch hier waren Unterschiede in den Experimenten A und B in vergleichbaren Bedingungen zu beobachten. Wie bereits weiter oben erläutert, lagen die Unterschiede von Experiment A zum Experiment B hauptsächlich in der anhaltenden periodischen Bewegung des SPEM-Ziels nach der Reizpräsentation. Da diese Pendelbewegung mit der Amplitude von  $10,75^\circ$  den Bereich in dem die Lokalisationsreize am Nulldurchgang gezeigt wurden [ $-10^\circ$ ;  $0^\circ$ ;  $10^\circ$ ] mit einschloss, ist es möglich, dass dies einen potentiellen Einfluss auf die Lokalisation genommen hat. Von Rotman et al. (2004) war bekannt, dass die Blickrichtung nach der Reizpräsentation einen entscheidenden Einfluss auf die Lokalisation ausübt.

Bei der auditorischen Lokalisation zeigte sich anders als bei Königs und Bremmer (2010) ein diverses Bild bei den unterschiedlichen Probanden. Die Lokalisation der Probanden zeigte eine Verschiebung der Lokalisation vom veridischen Ort in Richtung der glatten Augenfolgebewegung. Die auditorischen Lokalisationsfehler waren im Mittel geringer als die Lokalisationsfehler für unimodal visuelle Lokalisationsreize. Eine eindeutige Systematik des Einflusses der Exzentrizität der Stimuli ließ sich in diesem Experiment nicht erkennen. Königs und Bremmer (2010) beobachteten während einer gleichförmigen SPEM ein systematisches Bild in der auditorischen Lokalisation. Mit unseren Ergebnissen stimmt überein, dass die auditorischen Reize bei Königs und Bremmer (2010) in Richtung der glatten Augenfolgebewegung verschoben wahrgenommen wurden. Die Fehllokalisation der Stimuli war aber in Richtung des SPEM-Ziels hin verschoben (Kompression des Raumes). Warum die auditorischen Lokalisationsmuster im Experiment A eine hohe Vielfalt und fehlende Systematik aufwiesen, ist unklar. Wie bei der visuellen Lokalisation konnte die für 1-2 Pendelbewegungen anhaltende glatte Augenfolgebewegung potentiell die Probanden beeinflusst haben. Für die Untersuchung der audiovisuellen Integration bei bimodaler Reizpräsentation war es entscheidend, dass sich die unimodal visuelle und die unimodal auditorische Lokalisation unterscheiden und die glatte Augenfolgebewegung bei bimodaler Reizpräsentation zu einem räumlichen Konflikt führt. Dies war in diesem Experiment bei allen Probanden der Fall.

### 4.1.2 Bimodale Integration während periodischer glatter Augenfolgebewegungen

Aus der unimodalen Lokalisation wurde mittels eines Maximum-Likelihood-Modells (MPH) eine Vorhersage für die Varianz und die bimodale Lokalisation errechnet. Für die Vorhersage nach diesem Modell (Welch und Warren, 1986) war es entscheidend, dass sich die Präzision im Vergleich zu den unimodalen Antworten verbesserte. Die bimodale Lokalisation sollte also eine geringere Streuung aufweisen. Dies war in dem Experiment der Fall. Es gab keinen signifikanten Unterschied zwischen der aus dem Modell errechneten Vorhersage der Va-



rianz und der Varianz der Lokalisation bimodaler, audiovisueller Stimuli. Die Differenz der Varianz der bimodalen Lokalisation unterschied sich signifikant von der Varianz der unimodal auditorischen und visuellen Lokalisationen. Ein wichtiges Kriterium für die Anwendung der Modalitätspräzisionshypothese ist also erfüllt. Die Lokalisation des audiovisuellen Reizes sollte sich auch zu einem vom Modell vorhergesagten Punkt im Raum verschieben, der zwischen den unimodalen Lokalisationsantworten lag. Diese Verschiebung sollte nach der MPH gewichtet nach der Varianz (Gleichung 1.2) der unimodalen Lokalisation erfolgen. Es konnte gezeigt werden, dass die Vorhersage des Modells gut mit der bimodalen Lokalisation bei allen Probanden übereinstimmt. Die bimodale Lokalisation lag wie vom Modell prognostiziert im Mittel räumlich zwischen der Lokalisation der unimodal präsentierten Stimuli. Dies ist ein weiterer wichtiger Hinweis, dass während glatter Augenfolgebewegungen die bimodale Integration nach dem MPH vorhergesagt werden kann.

Der Unterschied zwischen der unimodal visuellen und auditorischen Lokalisation war in vielen Fällen nicht besonders groß. Dies ist bemerkenswert, weil Königs und Bremmer (2010) konsistent ein unterschiedliches Lokalisationsmuster für visuelle und auditorische Reize gefunden haben (s. oben). Die auditorische Lokalisation wies in dieser Arbeit eine deutlich größere Varianz auf, was zu einer schwächeren Gewichtung (ca. 1:3) der auditorischen Modalität bei der Vorhersage durch das Modell führte. Die Vorhersage der bimodalen Lokalisation und die Verhaltensantworten auf visuelle Stimuli waren daher in vielen Fällen sehr ähnlich. Es gab aber auch Beispiele bei einigen Probanden, bei denen auditorische und visuelle Lokalisation sich vom Betrag her klar unterschieden und gleichzeitig andere Vorzeichen hatten. Auch in diesen Fällen stimmte die bimodale Lokalisation sehr gut mit der Vorhersage durch das Modell überein. Der Einfluss der auditorischen Antwort war klar erkennbar. Obwohl die Unterschiede zwischen der visuellen und der bimodalen Lokalisation häufig nicht besonders groß waren, führte die Vorhersage der bimodalen Antwort zur besten Übereinstimmung mit der bimodalen Antwort. Audiovisuelle Integration nach der MPH kann also während glatter Augenfolgebewegungen nachgewiesen werden. Die Integration audiovisueller Stimuli nach der MPH scheint ein generelles Prinzip während Augenbewegungen zu sein. Diese Integration wurde nachgewiesen für Fixation (Battaglia et al., 2003; Alais und Burr, 2004), Sakkaden (Binda et al., 2007) und jetzt auch für glatte Augenfolgebewegungen. Es gibt daher gute Gründe, anzunehmen, dass bei anderen Formen der Augenbewegung wie dem optokinetischen Nystagmus oder während Vergenzbewegungen Gleiches gilt. Die auditorischen und visuellen Fehllokalisationen hatten in diesem Experiment jedoch sehr ähnliche Topographien. Experimentell könnten die Ergebnisse möglicherweise verbessert werden, wenn in zukünftigen Studien räumlich inkongruente Reize kombiniert werden.

Es war bekannt, dass bei audiovisueller Reizpräsentation die auditorische Modalität einen umso stärkeren Einfluss hat, desto stärker das visuelle Signal verrauscht ist (Battaglia et al., 2003; Alais und Burr, 2004; Binda et al., 2007). In der Studie von Battaglia et al. (2003) hatten die Probanden bei räumlich inkongruent präsentierten Reizen die Neigung, die visuelle Modalität stärker zu gewichten, als dies nach der MPH zu erwarten wäre. Es fand hier eine audiovisuelle Integration nach einem Maximum-Likelihood-Schätzer statt, allerdings mit einer systematischen Verschiebung der Lokalisation zum visuellen Ziel hin. Die Modalitäten wurden aber der Varianz entsprechend gewichtet. Oruç et al. (2003) zeigten in ihrem Modell, dass Probanden auch von einer nicht optimalen Integration der Reize profitieren. Bei einer noch

ausstehenden Untersuchung der Lokalisation audiovisueller Reize mit räumlicher Inkongruenz wäre dies eine interessante Fragestellung. Findet die Lokalisation auch bei inkongruenten Stimuli nach der Vorhersage der MPH statt oder gibt es wie bei Battaglia et al. (2003) eine systematische Verschiebung der Lokalisation hin zum visuellen Reiz?

Ein weiterer Aspekt ist die Lokalisation während Fixation. Im Vergleich mit den Bedingungen während SPEM war die visuelle Modalität im Verhältnis zur auditorischen Modalität noch präziser. Das sich daraus ergebende Verhältnis in der Gewichtung bei der Schätzung der bimodalen Antwort betrug daher im Mittel  $\approx 5 : 1$ . Die Streuung sollte sich nach der Vorhersage in der bimodalen Lokalisation um ca. 10 % verringern. Dies entspricht ca.  $0,2^\circ$  und lässt sich mit dem verwendeten Linealstimulus (Abstand der Striche  $1^\circ$ ) nur schwer auflösen. Dennoch wurde eine Verbesserung der bimodalen Präzision im Vergleich mit der unimodal Visuellen Präzision im Mittel um ca. 10 % beobachtet. Diese Beobachtung war allerdings nicht signifikant.

Die Lokalisation der unimodal visuellen Ziele war im Mittel sehr nahe an der physikalischen Position der Stimuli ( $\leq 0,5^\circ$ ). Auditorische Ziele wurden im Vergleich dazu mit größeren Fehlern lokalisiert, vergleichbar mit dem Niveau während glatter Augenfolgebewegungen. Bimodale Integration würde in vielen Fällen eine objektive Verschlechterung der Lokalisationsleistungen bedeuten. Die Gewichtung, die sich aus den unimodalen Antworten ergibt, sorgt allerdings dafür, dass diese Verschiebung in der Vorhersage eher klein ( $0,1^\circ - 0,8^\circ$ ) sind. Tatsächlich ist in 60 % der Fälle die Vorhersage nicht signifikant verschieden von der bimodalen Lokalisation. Mit einer Ausnahme lagen alle bimodalen Ergebnisse bei 4 der 5 Probanden im Trend. Das heißt, die bimodale Lokalisation lag zwischen der auditorischen und der visuellen Lokalisation. Dies deutet auch bei Fixation auf einen geringen Einfluss von multisensorischer Integration hin. Dieses Ergebnis ist in guter Übereinstimmung mit den audiovisuellen Studien während Fixation von Alais und Burr (2004), Battaglia et al. (2003) oder Warren et al. (1981). Diese zeigten bei vergleichbaren Studien mit kontrastreichen visuellen Stimuli immer eine deutliche visuelle Dominanz. Battaglia et al. (2003) fanden auch in der Bedingung mit kontrastreichen visuellen Stimuli einen Einfluss der auditorischen Modalität mit einer Gewichtung visuell:auditorisch von 5:1. Diese Studien stimmen damit gut mit den Ergebnissen in dieser Arbeit überein.

Die Ergebnisse dieses Experiments zusammenfassend lässt sich sagen, dass die MPH sowohl während Fixation als auch während glatter Augenfolgebewegungen eine gute Schätzung für die Lokalisation audiovisueller Ziele bietet. Während Fixation konnte in vielen Fällen trotz der geringen zu erwartenden Effektgrößen bimodale Integration gezeigt werden. Während glatter Augenfolgebewegungen war der Unterschied in den Lokalisationsmustern der beiden Modalitäten deutlich größer. Dadurch konnte bimodale Integration nach der MPH klar nachgewiesen werden.

## 4.2 Diskussion Experiment B

Die Ergebnisse dieses Experiments zeigen vier wesentliche Effekte. Erstens, die Augenbeschleunigung hat einen starken Effekt auf die Wahrnehmung während glatter Augenfolgebewegungen. Zweitens, die Augengeschwindigkeit spielt eine untergeordnete Rolle bei der

Wahrnehmung während glatter Augenfolgebewegungen. Deutlich entscheidendere Effekte treten durch die Stimulusgeschwindigkeit, die Augenbeschleunigung und Stimulusexzentrizität auf. Drittens, die Effektstärke der Fehllokalisation ist in diesem Experiment deutlich größer als in vergleichbaren Lokalisationsstudien. Qualitativ bleiben die Effekte gleich. Viertens, während der “Bouncing-Bedingungen” verschiebt sich die Fehllokalisation deutlich in Richtung der zukünftigen Bewegungsrichtung.

### 4.2.1 Einfluss der Augenbeschleunigung

In diesem Experiment sollte hauptsächlich der Einfluss der Augenbeschleunigung auf die Lokalisationsfähigkeit untersucht werden. Es konnten dabei sehr klare Effekte gezeigt werden, die sowohl in der Gruppenauswertung als auch auf Einzelversuchspersonenebene eindeutig und signifikant waren. Eine höhere Augenbeschleunigung senkte den Lokalisationsfehler im Vergleich zu einer gleichförmigen Bewegung des SPEM-Ziels ( $a = 0 \text{ } ^\circ/\text{s}^2$ ). Ein abbremsendes Auge ( $a < 0 \text{ } ^\circ/\text{s}^2$ ) führte zu noch größeren Lokalisationsfehlern. Der dynamische Bereich, in dem die Augenbeschleunigung auf Lokalisationsfehler während glatter Augenfolgebewegungen einen starken Einfluss hatte, lag zwischen  $a = [-20 \text{ } ^\circ/\text{s}^2; 20 \text{ } ^\circ/\text{s}^2]$ . Größere Beträge der Beschleunigung hatten keinen weiteren Effekt auf die Lokalisation kurz eingblendeter Stimuli. Es gab hier also eine Sättigung. Beschleunigung während SPEM war bisher ein unkontrollierbarer Parameter, der zwangsläufig z. B. bei glatten Augenfolgebewegungen mit periodischer, sinusförmiger Trajektorie auftrat. Zum Beispiel Brenner et al. (2001) untersuchten die Lokalisation während sinusförmiger Augenbewegungen. Der Einfluss verschiedener Parameter wie Exzentrizität, Augengeschwindigkeit und Augenbeschleunigung kann hier nicht mehr klar getrennt werden. Der Einfluss der Augenbeschleunigung auf die Wahrnehmung war bisher unbekannt. Vom subjektiven Stand eines Beobachters aus gesehen, gehen sich nähernde visuelle Ziele in der Regel mit einer Beschleunigung des Ziels einher, z. B. ein Ball, der sich mit gleichförmiger Geschwindigkeit nähert. Subjektiv betrachtet, beschleunigt der Ball, weil sich seine Größe im visuellen Feld vergrößert. Eine Verbesserung der Lokalisationsfähigkeit kann daher einen Vorteil bringen.

Es gibt drei Studien, die sich mit der Frage beschäftigen, wie Beschleunigung im Kortex (Areal MT) von Affen in einem SPEM-relevanten Geschwindigkeitsbereich kodiert wird (Lisberger und Movshon, 1999; Price et al., 2005; Schlack et al., 2007). Einzelne Neurone in dieser Studie kodierten Beschleunigung nur in einem kleinen transienten Bereich der Vorzugsgeschwindigkeit einer Zelle. Allerdings konnten sie über eine Massenmittlungsrechnung (Salinas und Abbott, 1994) eine Kodierung von Beschleunigungssignalen ( $a > 0 \text{ } ^\circ/\text{s}^2$ ) bestimmen. Dies gelang nicht für negative Beschleunigung ( $a < 0 \text{ } ^\circ/\text{s}^2$ ). Price et al. (2005) kamen zu einem vergleichbaren Schluss, indem sie fanden, dass über einen Adaptationsmechanismus positive Beschleunigung aus den neuronalen Antworten dekodiert werden konnte. Für negative oder keine Beschleunigung  $a \leq 0 \text{ } ^\circ/\text{s}^2$  gelang keine Dekodierung. Wenn positive Beschleunigung neuronal besser repräsentiert wird als Beschleunigung mit negativen Vorzeichen, ist es möglich, dass auch die Repräsentation des Raumes während beschleunigter glatter Augenfolgebewegungen besser ist im Vergleich zur negativer oder keiner Beschleunigung. Eine verbesserte Repräsentation des Raumes kann auch die Lokalisation wie in diesem Experiment beobachtet positiv beeinflussen.

Schlack et al. (2007) zeigten, dass sowohl positive als auch negative Beschleunigung in einer Gruppenanalyse der Antworten von Zellen in Areal MT kodiert werden können. Dieses war ein Resultat von Geschwindigkeitsadaptation in einem für SPEM relevanten Geschwindigkeitsbereich. Die Frage, ob die Beschleunigungssignale im Areal MT für das Verhalten eine Rolle spielen, ist bisher ungeklärt und bedarf weiterer Untersuchungen. Die SPEM-Daten von Lisberger und Movshon (1999) und die Analysen von Price et al. (2005) sind in guter Übereinstimmung mit den Ergebnissen dieser Studie. Sie bieten eine neuronale Erklärung dafür, dass positive Beschleunigung zu einer besseren Lokalisation von kurz eingeblendeten Objekten führt.

### 4.2.2 Einfluss der Augengeschwindigkeit auf die Fehlwahrnehmung

In diesem Experiment hatte die Augengeschwindigkeit zum Zeitpunkt der Reizpräsentation keinen eindeutigen Einfluss auf die Lokalisation kurz präsentierter Reize. An den Gains (Abbildung 2.5) lässt sich ablesen, dass die Augengeschwindigkeit zum Zeitpunkt der Reizpräsentation mit abhängig von der Beschleunigungsbedingung war. Es ist aber unwahrscheinlich, dass die Augengeschwindigkeit zum Zeitpunkt der Reizpräsentation einen Einfluss auf den Beschleunigungseffekt hatte, der oben beschrieben wurde. Zum einen waren in der Bedingung  $25^\circ/s^2$  an dem die Augenbeschleunigung den größten Effekt auf die Lokalisation hatte, die Unterschiede im Gain zur Bedingung  $a = 0^\circ/s^2$  nur gering. Zum anderen zeigte auch die direkte Analyse des Einflusses der Augengeschwindigkeit auf die Lokalisation widersprüchliche Ergebnisse. Einige der Versuchspersonen zeigten mit steigender Augengeschwindigkeit einen geringeren Lokalisationsfehler, andere zeigten größere Fehler bei der Lokalisation der kurz eingeblendeten Stimuli. Für wieder andere gab es überhaupt keine Korrelation (Tabelle 3.3). Die Effekte während der Beschleunigung bleiben unabhängig von der jeweiligen Geschwindigkeit des Auges konsistent. Jüngere Literaturdaten unterstreichen den unklaren Einfluss der SPEM-Geschwindigkeit. Brenner et al. (2001) berichteten von geringeren Lokalisationsfehlern mit steigender Augengeschwindigkeit während sinusförmiger glatter Augenfolgebewegungen. Im Widerspruch dazu steht eine spätere Studie von Kerzel et al. (2006). Sie berichten von steigenden Lokalisationsfehlern bei höherer SPEM-Geschwindigkeit. Dies deckt sich mit älteren Studien von Mita et al. (1950), die auch den Einfluss der Augengeschwindigkeit untersucht haben. Diese Studien verwendeten nicht-beschleunigte SPEM-Ziele, anders als Brenner et al. (2001) oder die SPEM-Trajektorien in diesem Experiment. Mit den Methoden aus der Zeit von Mita et al. (1950) ließ sich die Augengeschwindigkeit zum Zeitpunkt der Reizpräsentation nicht sicher von der Geschwindigkeit des SPEM-Ziels trennen. Bei Brenner et al. (2001) wurden weitere Einflüsse wie die Augenbeschleunigung nicht berücksichtigt. Es scheint daher möglich zu sein, dass die Fähigkeit zur Lokalisation von Reizen von der Geschwindigkeit eines SPEM-Ziels abhängt, aber nicht von der tatsächlichen Geschwindigkeit des Auges. Der Vergleich der Lokalisationsfehler der “Bouncing-Bedingungen” ( $v = 0^\circ/s$ ) und des Hauptexperiments ( $v = 20^\circ/s$ ) lassen vermuten, dass die Ergebnisse von Mita et al. (1950) und Kerzel et al. (2006) bestätigt werden. Zum Beispiel sind in den “Bouncing-Bedingungen” mit den geringeren Stimulus und Augengeschwindigkeiten auch die Lokalisationsfehler deutlich geringer. Zum anderen zeigt sich, dass die Richtung der glatten Augenfolgebewegung einen weit größeren Einfluss auf die Lokalisation hat. Zur Klärung, wie sich die Lokalisationsfähig-

keit verändert, bräuchte es weitere Studien, die sowohl den Einfluss von periodischen SPEM als auch nicht-beschleunigten SPEM untersuchen. Möglich wäre auch, dass die Varianz, die die Probanden in diesem Experiment gezeigt haben, individuell von den Probanden abhängig ist. Die Zahl der Probanden für solche Kontrollexperimente sollte daher möglichst groß sein.

### 4.2.3 Effektstärke

Die in diesem Experiment berichteten Lokalisationsfehler waren deutlich größer, als in der Literatur bisher berichtet wurde (van Beers et al., 2001; Blanke et al., 2010; Kerzel et al., 2006; Brenner et al., 2001; Königs und Bremmer, 2010). In diesen Studien wurden mit einer Ausnahme (Blanke et al., 2010), klassische Monitore zur Präsentation der visuellen Reize verwendet. Diese Monitore haben im Vergleich zu der in diesem Experiment als Präsentationsfläche verwendeten Leinwand ( $70^\circ \times 55^\circ$ , Kapitel 2.2.1) deutlich geringere Ausmaße ( $37^\circ \times 27^\circ$  –  $46^\circ \times 26^\circ$ ). Das deutlich stärker eingeschränkte Sichtfeld in diesen Studien kann einen Einfluss auf die Wahrnehmung der Lokalisationstimuli genommen haben. Das visuelle Feedback von den Rändern der Monitore ist auch in einem abgedunkelten Raum vorhanden. Dies kann zu einer geringeren Effektstärke geführt haben. Weiter wurde in vielen dieser Studien zusätzliches visuelles Feedback während der glatten Augenfolgebewegung gegeben. Dies war Teil des Experimentdesigns. Es ist bekannt, dass die Präsenz visueller Marker die Lokalisationsfähigkeit verbessert (Brenner et al., 2001). Die Studie von Blanke et al. (2010) wurde zwar auf einer gleich großen Leinwand durchgeführt, allerdings in der Open-Loop-Phase zu Beginn der glatten Augenfolgebewegung mit visuellen Referenzen und geringeren SPEM-Ziel-Geschwindigkeiten. Diese Studie ist am ehesten vergleichbar mit den Ergebnissen aus den “Bouncing-Bedingungen”. In diesem Fall hat das SPEM-Ziel ebenso wie das Auge eine Geschwindigkeit um  $0^\circ/s$ , der Unterschied besteht darin, dass sich in den “Bouncing-Bedingungen” bereits eine beständige glatte Augenfolgebewegung etabliert hat (*steady state, closed loop*). Die Effekte sind in dem hier durchgeführten Experiment auch in den “Bouncing-Bedingungen” um den Faktor 2-3 stärker. Die unterschiedlichen experimentellen Designs können für die Unterschiede zu den Literaturdaten verantwortlich gewesen sein.

### 4.2.4 Effekte während der “Bouncing-Bedingungen”

Während der “Bouncing-Bedingungen” zeigten die Probanden ein Lokalisationsmuster, das man bei SPEM von rechts nach links erwarten würde. Die Wahrnehmung ist also in die zukünftige Bewegungsrichtung des SPEM-Ziels hin verschoben. Dieser Effekt ist in guter Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Rotman et al. (2004). In der Studie wurde gezeigt, dass die Richtung, in der Stimuli fehlwahrgenommen werden, von der Augenbewegung nach der Präsentation eines Stimulus abhängt. Die Ergebnisse von Blanke et al. (2010) deuten in die gleiche Richtung. Bereits in der Initialphase des SPEM, bevor die Augen sich in Bewegung gesetzt haben, wurde hier eine Verschiebung der Lokalisation in SPEM-Richtung beobachtet. Die Ergebnisse während der “Bouncing-Bedingungen” stehen daher guter Übereinstimmung mit den Literaturdaten.

Der Einfluss der Augenbeschleunigung hatte keinen signifikanten Einfluss während der “Bouncing-Bedingungen”. In diesen Bedingungen konnten nur negative Beschleunigungen

verwendet werden, da sich ansonsten kein Vorzeichenwechsel in der Bewegungsrichtung des SPEM-Ziels erreichen lässt. Auch in den Bedingungen, in denen während beschleunigter glatter Augenfolgebewegungen bei  $v(t_{Reiz}) = 20^\circ/s$  der Lokalisationsreiz präsentiert wurde, hatte die Beschleunigung bei gleichen Vorzeichen der Beschleunigung keinen signifikanten Effekt. Das Ergebnis, dass die Beschleunigung in den “Bouncing-Bedingungen” keinen signifikanten Effekt hat, ist daher nicht überraschend und in Übereinstimmung mit den übrigen Beschleunigungsdaten.

### 4.2.5 Effekte während Fixation

Fixation von visuellen Zielen stellt eine aktive Augenbewegung dar (Carpenter, 1988). Die Lokalisation kurz eingeblendeter visueller Ziele während aktiver Fixation ist auch fehlerbehaftet. Einige Studien berichten von einer Kompression des perzeptuellen Raumes während Fixation (Kaminiarz et al., 2007; Mateeff und Gourevich, 1983; Sheth und Shimojo, 2001). Lokalisationsstimuli wurden also zum Fixationsziel verschoben wahrgenommen. Andere Studien, wie z. B. Honda (1989), berichteten von einer Expansion des Raumes. Die Lokalisation während Fixation hängt von den äußeren Bedingungen, wie Helligkeit, der Art der Lokalisationsangabe (Lineal, Sakkade, manuell), und dem Kontext in dem die Aufgabe gestellt wird ab. In diesem Experiment fanden wir für die meisten Probanden (vgl. Abb. 3.16 (b)) ein ähnliches Lokalisationsmuster wie während SPEM (Abb. 3.14). Die Effekte waren allerdings deutlich kleiner als während der glatten Augenfolgebewegung. Dieses Ergebnis ist trotzdem erstaunlich, weil die Probanden 2000 ms vor der Präsentation des Lokalisationsziels eine stabile Fixation durchgeführt haben. Trotzdem scheinen die Probanden eine glatte Augenfolgebewegung zu antizipieren. Blanke et al. (2010) konnten zeigen, dass zu Beginn einer glatten Augenfolgebewegung die Lokalisation eindeutig in Richtung der glatten Augenfolgebewegung verschoben ist. In diesem Experiment wurden die glatten Augenfolgebewegungen immer von links nach rechts durchgeführt, oder zumindest begann die Bewegung von links nach rechts, wie im Falle der “Bouncing-Bedingungen”. Das Lokalisationsmuster während Fixation in dieser Studie unterscheidet sich von den oben genannten Literaturdaten. Dieses Ergebnis, dass während Fixation zwischen diesen verschiedenen Bedingungen ein Lokalisationsmuster ähnlich dem von van Beers et al. (2001) zu sehen ist, gibt womöglich einen Hinweis darauf, dass dem sogenannten Halbfeldeffekt möglicherweise ein Aufmerksamkeitseffekt zugrunde liegt.

### 4.2.6 Zusammenfassung

In diesem Experiment ist es erstmals gelungen, den Einfluss der Augenbeschleunigung während glatter Augenfolgebewegungen zu untersuchen. Es ließ sich ein klarer Einfluss der Augenbeschleunigung auf Lokalisationsfehler erkennen. Bei Beschleunigung des visuellen Ziels machten die Probanden deutlich geringere Fehler als während einer Abbremsung des Auges. Diese Effekte waren weitgehend unabhängig von der Augengeschwindigkeit der Teilnehmer in dieser Studie. Die Effekte traten während der etablierten Phase der glatten Augenfolgebewegung auf (*steady state*). Die Manipulation war hauptsächlich beschränkt auf einen Bereich der Beschleunigung von  $\pm 20^\circ/s^2$ . Größere Beträge der Beschleunigung hatten nur noch geringen Einfluss auf die Lokalisation kurz präsentierter Stimuli. Dieses Ergebnis ist

wichtig für das Verständnis der Kodierung räumlich-visueller Signale während glatter Augenfolgebewegungen. Daten aus dem Areal MT legen zum Teil nahe (Lisberger und Movshon, 1999; Price et al., 2005), dass Beschleunigung besser kodiert wird als negative oder fehlende Beschleunigung. Es ist möglich, dass die verbesserte Kodierung der Beschleunigung zu einer verbesserten Raumkodierung während SPEM führt. Dies könnte die Verbesserung der Lokalisationsfähigkeit während beschleunigter glatter Augenfolgebewegungen erklären. Es wäre interessant, diesen psychophysikalischen Befund in einer Lokalisationsstudie im Areal MT zu verifizieren.

## 4.3 Diskussion Experiment C

In diesem Experiment wurde extrazelluläre, neuronale Aktivität eines wachen Rhesusaffen im Areal V4 während glatter Augenfolgebewegungen oder während Fixation gemessen. Während der Augenbewegungen wurde mittels isoluminanter, vertikaler Balken stimuliert, die mit jeder Bildwiederholung an einem anderen, zufälligen Ort relativ zum visuellem Ziel (SPEM-/Fixationsziel) präsentiert wurden. Aus den neuronalen Antworten auf diese Stimuli wurden die rezeptiven Felder bestimmt und die Antworteigenschaften der Zellen während Fixation und SPEM verglichen.

### 4.3.1 Eigenschaften der rezeptiven Felder

#### Lage der rezeptiven Felder

In den Ergebnissen der Experimente A und B (Kapitel 3.1 und 3.2) sowie der Diskussion dieser Ergebnisse (Kapitel 4.1 und 4.2) wurde detailliert dargestellt, wie glatte Augenfolgebewegungen die Lokalisation kurz eingeblendeter Objekte beeinflussen. Eine Möglichkeit, diese Fehlwahrnehmungen zu erklären, wäre es, wenn die rezeptiven Felder sich relativ zur Position der Fovea verschieben würden. Bisherige Studien von Gallant et al. (1996) und Tolias et al. (2001) haben gezeigt, dass die rezeptiven Felder der Neurone im Areal V4 eine Dynamik im Bezug auf ihre Lage relativ zu Objekten (Gallant et al., 1996) oder eine Dynamik während Augenbewegungen (Tolias et al., 2001) aufwiesen. Tolias et al. (2001) fanden Neurone, deren RFs sich während Sakkaden in Richtung des Sakkadenziels verschoben und deren Größe sich verkleinerte (*shift and shrink*). Gallant et al. (1996) haben gezeigt, dass während Fixation die Position rezeptiver Felder sich in Richtung eines optimalen Stimulus einer Zelle verschieben kann. Es war bisher unklar, ob während glatter Augenfolgebewegungen die RFs eine Dynamik aufweisen. Die hier präsentierte Studie hat gezeigt, dass sich die Eigenschaften der rezeptiven Felder in Bezug auf Lage, Größe, Latenz, mittlere und maximale Antwort während SPEM nicht signifikant von den Bedingungen während Fixation unterscheiden. Die Annahme, dass sich die Lage oder Größe der rezeptiven Felder durch die glatte Augenfolgebewegung verändert, kann im Areal V4 nicht bestätigt werden. Die visuelle Stimulation in den früheren Studien unterschied sich allerdings von der von uns durchgeführten Studie. Anders als Gallant et al. (1996) und Tolias et al. (2001), die pro Versuchsdurchgang nur einen Stimulus von hoher Dauer (>100 ms) verwendeten, wurde in dieser Studie mit jeder Bildwiederholung konstant an verschiedenen räumlichen Positionen neu stimuliert. In einer kürzlich erschienen Arbeit zeigte

Klingenhoefer (2012), dass mit einer vergleichbaren, pseudorandomisierten Stimulation auch während Sakkaden keine *Shift-and-shrink*-Neurone im Areal V4 gefunden werden konnten. Durch die pseudorandomisierte Stimulation konnten zeitliche und räumliche Dynamiken der rezeptiven Felder besser aufgelöst werden. Andererseits stellt diese Form der Reizpräsentation keine natürliche Stimulation dar. Die Möglichkeit, dass die neuronale Aktivität in V4 bei Stimuli, die über einen längeren Zeitraum ( $>100$  ms) präsentiert werden, eine andere Dynamik, als bei Gallant et al. (1996) oder Tolias et al. (2001) aufweisen, kann nicht ganz ausgeschlossen werden.

Ein mit unserer Studie vergleichbares Ergebnis wurde während der langsamen Phasen eines OKN im dorsalen Areal MT (Hartmann et al., 2011) gefunden. Ebenso wie die Neurone im ventralen Areal V4 kodieren MT-Neurone in eindeutig retinozentrischen Koordinaten, die keine Verschiebungen während der langsamen Phasen aufwiesen. Die Ergebnisse meiner Arbeit sowie die von Hartmann et al. (2011) legen nahe, dass der Mechanismus für die Fehlwahrnehmungen einen anderen Ursprung haben muss. Während Sakkaden kann die räumliche Fehlwahrnehmung von kurz präsentierten Reizen auf fehlerhafte Augenpositionssignale während der schnellen Augenbewegung zurückgeführt werden (Morris et al., 2012). Augenpositionssignale während SPEM wurden in verschiedenen Arealen nachgewiesen (Lynch et al., 1977; Bremmer et al., 1997c,a; Raffi et al., 2007; Xu et al., 2011). Xu et al. (2011) untersuchten neuronale Aktivität im Areal 3a des somatosensorischen Kortex (S3a) während glatter Augenfolgebewegungen und Vestibulookulärem Reflex (VOR). Der VOR ist eine reflexive Augenbewegung, die Rotationen des Kopfes mit einer Augenbewegung in entgegengesetzter Richtung ausgleicht und so erlaubt, visuelle Ziele während Kopfrotation in der Fovea zu halten. Die Ergebnisse dieses Experiments waren, dass die Neurone im Areal S3a mit hoher Genauigkeit die Augenposition im Kopf kodierten und wenig bis keine visuelle Aktivität zeigten (Wang et al., 2007; Xu et al., 2011). Die Augenpositionssignale im Areal S3a waren unabhängig von der Augenbewegung. Lewis et al. (2001) haben gezeigt, dass die Efferenzkopie ausreicht, um Augenbewegungen zu kontrollieren und propriozeptive Signale der Augenposition im Kopf für die Kontrolle der Bewegung nicht benötigt werden. Augenpositionssignale während SPEM wurden auch in visuellen Arealen nachgewiesen. Bremmer et al. (1997c) zeigten Augenpositionssignale in den Arealen MT und MST. Ebenso konnten Augenpositionssignale während SPEM in den Arealen LIP und 7a nachgewiesen werden (Bremmer et al., 1997a). Diesen Augenpositionssignalen ist gemein, dass sie im Vergleich mit visuellen Antworten relativ lange Latenzzeiten aufwiesen (Ilg und Thier, 2008). Unterschiedliche Latenzen zwischen dem Augenpositionssignal und dem visuellem Signal sagen eine Verschiebung der Wahrnehmung von kurz eingeblendeten Objekten in SPEM-Richtung voraus (Brenner et al., 2001). So beobachtete man in visuellen Lokalisationsexperimenten eine (räumlich inhomogene) Verschiebung in Richtung des SPEM-Vektors (Brenner et al., 2001; van Beers et al., 2001; Rotman et al., 2004; Königs und Bremmer, 2010; Blanke et al., 2010).

Während glatter Augenfolgebewegungen kann ein solcher Mechanismus, der allein auf fehlerhaften Augenpositionssignalen beruht, die beobachteten Fehlwahrnehmungen nicht vollständig erklären (siehe Kapitel 1.4.1). Kurz gesagt hat dies mehrere Gründe, die vor allem auf verhaltensexperimentellen Experimenten basieren. Die Fehlwahrnehmungen sind räumlich inhomogen (van Beers et al., 2001) und die Fehlwahrnehmungen beginnen bereits vor der Ausführung der glatten Augenfolgebewegung (Blanke et al., 2010). Dies spricht gegen einen



Mechanismus, der allein auf einem fehlerhaften Augenpositionssignal oder unterschiedlichen Latenzen zwischen einem Motorsignal und der Efferenzkopie an den visuellen Kortex zurückzuführen ist (siehe den Vorschlag von Brenner et al. (2001)). Connor et al. (1996) haben gezeigt, dass Neurone in V4 die Position von Objekten relativ zum Zentrum der Aufmerksamkeit kodieren. Seya und Mori (2012) haben die räumliche Aufmerksamkeit während SPEM anhand der Reaktionszeiten auf periphere Reize untersucht. Dabei zeigten sich deutlich geringere Reaktionszeiten bei Stimuli, die in Pursuitrichtung präsentiert wurden, als bei Stimuli entgegengesetzt zur SPEM-Richtung. Wie in vorherigen Studien (Lovejoy et al., 2009), zeigte sich, dass Stimuli in der Nähe der Fovea die geringsten Reaktionszeiten benötigten. Aufmerksamkeitseffekte wurden untersucht, indem auditorische Reize entweder im foveofugalen oder foveopetalen Halbfeld präsentiert wurden. Die Reaktionszeiten in dem Halbfeld, in dem das auditorische Signal präsentiert wurde, waren deutlich geringer als im anderen Halbfeld. Dies ist ein wichtiger Hinweis, dass die Aufmerksamkeit während glatter Augenfolgebewegung inhomogen über den Raum verteilt ist. Dieser Befund und die Tatsache, dass die Position von Objekten relativ zur Aufmerksamkeit kodiert wird (Connor et al., 1996), zeigt, dass die räumliche Kodierung von Objekten während glatter Augenfolgebewegungen deutlich komplexer ist und die bisherigen Modelle und Daten nicht ausreichen, die neuronale Kodierung vollständig zu erklären. Die psychophysikalisch beobachteten Ergebnisse kommen möglicherweise durch die Superposition von verschiedenen Prozessen zustande. (i) Obwohl fehlerhafte Augenpositionssignale im Gegensatz zu Sakkaden (Morris et al., 2012) die Fehlwahrnehmungen während SPEM nicht vollständig erklären können, gibt es Hinweise darauf, dass ein Teil der Effekte auf Fehler in der Kodierung des Augenpositionssignals zurückgehen. Eine solche Differenz zwischen den Augenpositionssignalen und visuellen Signalen würde eine Fehllokalisation in Richtung der glatten Augenfolgebewegung vorhersagen. Dass kurz präsentierte Reize in Richtung der glatten Augenfolgebewegung verschoben wahrgenommen werden, ist mittlerweile Konsens (Brenner et al., 2001; van Beers et al., 2001; Rotman et al., 2004; Königs und Bremmer, 2010; Blanke et al., 2010). Dieser Effekt wird jedoch überlagert von mindestens einem weiteren Effekt, der eine asymmetrische Fehllokalisation während SPEM hervorruft. (ii) Die inhomogen über den Raum verteilte Fehllokalisation von kurz präsentierten Reizen hängt hauptsächlich von der Richtung der Augenbewegung nach der Reizpräsentation ab (Rotman et al., 2004). Die neuronale Ursache dieses Phänomens ist weiter unklar. Eine mögliche Ursache für die inhomogene Fehllokalisation kann die Aufmerksamkeitsverteilung während SPEM sein.

Für zukünftige Studien zur Raumkodierung während SPEM halte ich die Untersuchung der Rolle der Augenposition und ihrer Kodierung in Kombination mit der Kodierung der Aufmerksamkeit während glatter Augenfolgebewegungen für den zielführendsten Ansatz.

### 4.3.2 Chromatische Eigenschaften während SPEM und Fixation

In diesem Experiment wurden die Antworteigenschaften der Neurone im Areal V4 auf isoluminante, chromatische Stimuli während SPEM und Fixation untersucht. Die neuronalen Antworten wurden durch ein Standardisierungsverfahren als z-Werte dargestellt und analysiert. Es zeigte sich ein klarer Effekt in der Detektierbarkeit von chromatischen Stimuli während SPEM im Vergleich zur Fixation. Auf die Diskriminierbarkeit der unterschiedlichen Chromatizitäten

der Stimuli hatten die glatten Augenfolgebewegungen auf dem ersten Blick keinen Effekt. Dieses Experiment hatte als Ziel, ein neuronales Korrelat für die Verhaltensexperimentellen Ergebnisse von Schütz et al. (2008) und Schütz et al. (2009) zu finden. Die Autoren fanden eine erhöhte Sensitivität für isoluminante, chromatische Stimuli während SPEM im Vergleich zur Fixation. Ebenso zeigte sich während SPEM eine erhöhte Sensitivität für Kontraststimuli mit hohen Raumfrequenzen. Die psychophysikalischen Ergebnisse deuten auf einen Mechanismus hin, der im parvo- und koniozellulären Pfad seine Ursache hat.

Im Experiment C ist es gelungen, eine erhöhte Detektierbarkeit von chromatischen Stimuli während SPEM nachzuweisen. Dies ist ein eindeutiger Beleg, dass die Ergebnisse von Schütz et al. (2008, 2009) eine neuronale Entsprechung im ventralen Pfad haben. Schütz et al. (2008) haben postuliert, dass die Latenz der neuronalen Aktivität auf Stimulation  $< 100\text{ ms}$  sein muss. Dies war im Areal V4 der Fall. Die Frage bleibt offen, wo die Erhöhung der neuronalen Aktivität während SPEM ihren Ursprung hat. Schütz et al. (2008) haben argumentiert, dass aufgrund der Latenzen und der anhaltenden Aktivität während SPEM die Areale MST und die im FEF gelegene *Frontal Pursuit Area (FPA)* als Kandidaten in Frage kommen (Schmolesky et al., 1998).

Wie kann die Rolle des Areals V4 in dem Netzwerk aussehen? Die im Areal V4 beobachteten Latenzen stimmen gut mit den Prognosen von Schütz et al. (2008) überein. Das Areal V4 wird allerdings nicht mit der Kontrolle von Augenbewegungen, insbesondere nicht mit der von SPEM, in Verbindung gebracht (Ilg und Thier, 2008). Damit SPEM eine Erhöhung der neuronalen Antworten in V4 induzieren kann, wird das Signal eines weiteren Areals, welches die Ausführung der SPEM kontrolliert, benötigt. Es gibt immer mehr Hinweise darauf, dass ein potentieller Kandidat das Areal MST ist. Nach Schütz et al. (2008) stimmen nicht nur die Latenzen von MST gut mit der Psychophysik überein (Schmolesky et al., 1998), MST-Neurone sind auch während der Ausführung von SPEM auf ein imaginäres Ziel aktiv (Ilg und Thier, 2003). Die Aktivität der MST Neurone ist auch während OKN, aber nicht während der Ausführung eines VOR (Freeman, 2007; Ono und Mustari, 2006) erhöht. Diese Ergebnisse stimmen gut mit den psychophysikalischen Ergebnissen von Schütz et al. (2009) überein, die eine Senkung der Detektionsschwellen von isoluminanten, chromatischen Reizen nicht nur während SPEM, sondern auch während OKN, aber nicht während eines VOR beobachtet haben. Es ist lange bekannt, dass V4 indirekte Verbindungen in die Areale MSTd und MSTl besitzt (Felleman und Van Essen, 1991). So könnte die Erhöhung der neuronalen Antwort in V4 auf einen Top-Down-Prozess aus dem Areal MST zurückgehen. Es wird weitere Forschung benötigen, die abklärt, ob die neuronale Erhöhung in der Kodierung chromatischer Reize während SPEM bereits vor dem Areal V4 auftritt. Potentielle Kandidatenareale für eine solche Studie wären V1, V2 und das CGL.

Aus den psychophysikalischen Ergebnissen von Schütz et al. (2008) hätte man bei der Detektierbarkeit eine stärkere neuronale und bei der Diskriminierbarkeit einen stärkeren Kontrast in der Antwort auf unterschiedlich Chromatizitäten während SPEM im Vergleich mit der Fixation erwartet. Die Ergebnisse der neuronalen Antworten in diesem Experiment können die Resultate von Schütz et al. (2008) auf den ersten Blick also nur teilweise erklären. Eine Erhöhung der Detektierbarkeit der chromatischen Reize ist gleichbedeutend mit einer generellen Erhöhung der z-Werte während SPEM in diesem Experiment. Das heißt, während SPEM sind die Abstände vom Populationsmittel der neuronalen Antworten für chromatische

Stimuli statistisch gesehen größer. Als Diskriminierbarkeit wurde die Differenz aus den maximalen  $z$ -Werten auf den Stimulus, der die stärkste Antwort auslöst, und dem Stimulus, der die schwächste Antwort auslöst, gewählt. Diese Differenz  $\Delta z$  unterschied sich nicht signifikant in den Absolutwerten der neuronalen Antwort. Allerdings waren die  $z$ -Werte absolut aufgrund der verbesserten Detektierbarkeit auf einem generell höheren Niveau. Während SPEM waren die neuronalen Antworten auf chromatische Stimuli also stärker als während Fixation, die Differenz der standardisierten neuronalen Antwort unterschied sich allerdings nicht signifikant in den Bedingungen Fixation und SPEM. Die verbesserte Detektierbarkeit kann also möglicherweise bereits ausreichen, um die psychophysikalischen Ergebnisse von Schütz et al. (2008) zu erklären. Walsh et al. (1993) haben gezeigt, dass die Fähigkeit, Farben zu unterscheiden, trotz Läsionen im Areal V4 erhalten blieb. Es ist daher denkbar, dass der Prozess der Farbdiskriminierung in einem höheren Areal, wie dem infero-temporalen Kortex (IT) stattfindet. Dieser Umstand wirft die Frage auf, wie die Aktivität der Neurone während SPEM sich in höheren Arealen, wie IT, verhält.

Die im Experiment C verwendeten Stimuli waren physikalisch isoluminant (vgl. Kapitel 2.3.1). Physikalische Isoluminanz ist nicht gleichbedeutend mit physiologischer Isoluminanz. Der bis heute beste Standardfarbraum, um physiologische Isoluminanz zu realisieren, ist der von Derrington et al. (1984) erstellte DKL-Farbraum. Es war in diesem Experiment nicht möglich, diesen zu übernehmen. Die schwächste Beamer-Röhre hatte eine maximale Luminanz von  $0,37 \text{ Cd/m}^2$ . Eine Kalibration des Setups als notwendige Voraussetzung zur Berechnung des DKL-Farbraums war aufgrund der geringen Leuchtdichte nicht zu verwirklichen. Es konnte also nicht sichergestellt werden, dass die Stimuli physiologisch isoluminant waren. Die Chromatizität und Luminanz in der Stimulation unterschied sich in den beiden Bedingungen Fixation und SPEM jedoch nicht, sodass unterschiedliche neuronale Antworten im Vergleich der Bedingungen auf physiologische Prozesse zurückzuführen sind.

Schütz et al. (2009) haben gezeigt, dass die Sensitivität während SPEM nicht nur für isoluminante, chromatische Stimuli erhöht ist, sondern auch für Luminanzkontraste mit Raumfrequenzen, die größer als drei pro Grad-Sehwinkel sind. Da der magnozelluläre Pfad chromatische Stimuli und Stimuli mit hohen Raumfrequenzen nicht verarbeiten kann, haben die Autoren geschlossen, dass die Erhöhung der Sensitivität während SPEM auf einen Mechanismus im parvozellulären Pfad zurückgeht. Das Areal V4 erhält einen Großteil seines Inputs aus den Projektionen von den Bereichen aus V1 und V2, die wiederum ihren Input aus dem P-Pfad erhalten (Felleman und Van Essen, 1991). Die klaren Ergebnisse der verbesserten Detektierbarkeit von isoluminanten, chromatischen Stimuli im Areal V4 stehen im Einklang mit der Hypothese von Schütz et al. (2008), dass die Aktivität im parvozellulären Pfad während SPEM eine generelle Erhöhung erfährt.



## 5 Zusammenfassende Diskussion und Ausblick

In dieser Arbeit habe ich mit psychophysikalischen und physiologischen Methoden den Einfluss glatter Augenfolgebewegungen auf verschiedene Aspekte der Raumwahrnehmung und der Kodierung chromatischer Stimuli untersucht. Lokalisationsexperimente sind eine etablierte Methode die Raumwahrnehmung mittels psychophysikalischer Techniken zu untersuchen. Zu Beginn meiner Arbeit war bekannt, dass glatte Augenfolgebewegungen die Wahrnehmung kurz eingeblendeter Stimuli verändern (van Beers et al., 2001; Rotman et al., 2004; Königs und Bremmer, 2010). In dieser Dissertation interessierte ich mich für den Einfluss weiterer externer Faktoren auf die Lokalisation.

Während glatter Augenfolgebewegungen werden kurz präsentierte auditorische und visuelle Ziele deutlich unterschiedlich lokalisiert (Königs und Bremmer, 2010). Daraus folgt, dass bei räumlich und zeitlich kongruenter Präsentation eines audiovisuellen Reizes durch die glatte Augenfolgebewegung ein räumlicher Konflikt entsteht. Wie dieser gelöst wird, war vor Beginn meiner Arbeit unklar. Die Modalitätspräzisionshypothese (MPH), die in verschiedenen audiovisuellen Lokalisationsexperimenten unter einer Vielzahl unterschiedlicher Bedingungen getestet wurde (Battaglia et al., 2003; Alais und Burr, 2004; Binda et al., 2007), erschien ein sinnvolles Modell für die Integration bimodaler audiovisueller Stimuli darzustellen. Wie erwartet unterschied sich die unimodal auditorische Lokalisation von der unimodal visuellen Lokalisation in meiner Arbeit. Allerdings hatte die Lokalisation besonders im visuellen Fall ein räumliches Muster, was von Ergebnissen bisheriger Studien wie denen von van Beers et al. (2001) oder von Königs und Bremmer (2010) deutlich abwich. Die Studien, die die Lokalisation während SPEM zuvor untersucht hatten, verwendeten mit wenigen Ausnahmen gleichförmige glatte Augenfolgebewegungen, bei denen die Geschwindigkeit und Richtung des SPEM-Ziels sich nicht veränderte. Rotman et al. (2004) untersuchten den Einfluss, den eine Richtungsänderung um den Zeitpunkt der Präsentation des Lokalisationsreizes des SPEM-Ziels während dieser Experimente auf die Lokalisation hatte. Die Bewegungsrichtung des SPEM-Ziels nach der Präsentation des Lokalisationsreizes hatte eine entscheidende Wirkung auf die Lokalisation des Stimulus. Dabei zeigte sich ein vergleichbares Ergebnis, wie in Kapitel 3.2 dieser Arbeit in den “Bouncing-Bedingungen” des Experiments B beobachtet wurde. Das Lokalisationsmuster verschob sich in die Richtung der Bewegung des SPEM-Ziels nach der Präsentation des Lokalisationsreizes.

Die unimodal visuelle Lokalisation unterschied sich im Experiment A von diesen Ergebnissen. Für Lokalisationsreize, die zum Zeitpunkt der Richtungsänderung der Pendelbewegung gezeigt wurden, hatte es keinen eindeutigen Einfluss, ob die Lokalisationsreize foveopetal oder foveofugal gezeigt wurden. Dieses Ergebnis im Experiment A ist damit sowohl mit der Lokalisation im Experiment B als auch den Literaturdaten von beispielsweise van Beers et al. (2001)

oder Königs und Bremmer (2010) inkompatibel. Der Unterschied im experimentellen Design lag hauptsächlich in der periodischen Pendelbewegung im Experiment A und darin, dass die Probanden die Pendelbewegung nach Präsentation des Lokalisationsreizes noch für weitere Zeit verfolgt hatten. Das Ergebnis in diesem Experiment ist ein Hinweis, dass die periodische Bewegung des SPEM-Ziels nach der Reizpräsentation die Lokalisation ähnlich wie die Lokalisation während eines optokinetischen Nystagmus (OKN) beeinflusst (Kaminiaz et al., 2007). Kaminiaz et al. (2007) zeigten, dass während eines OKN die Lokalisation in Richtung der langsamen Phase verschoben wahrgenommen wurde, die Exzentrizität der Lokalisationsreize allerdings keine Rolle spielte. Diese Hinweise, dass periodische SPEM-Ziele die Lokalisation kurz eingeblendeter Reiz verändern, bieten Ansätze für neue interessante Fragestellungen. Zum Beispiel ist unklar, ob und wie lange die Pendelbewegung mit einer glatten Augenfolgebewegung weiterverfolgt werden muss, sodass der Exzentrizitätseffekt aufgehoben wird, den van Beers et al. (2001) beschrieben haben.

Trotz der Abweichungen von den Lokalisationsergebnissen von Königs und Bremmer (2010) im Experiment A konnte man deutliche Unterschiede in der auditorischen und visuellen Lokalisation beobachten. Die aus den unimodalen Antworten berechnete Schätzung für die bimodale Lokalisation stellte eine gute Prognose der bimodalen Lokalisation dar. Wie das MPH-Modell vorhersagt, verringerte sich die Varianz der bimodalen Antwort. Die räumliche Lokalisation bimodaler Stimuli konnte mit einer nach der Varianz der beiden unimodalen Antworten gewichtete Verschiebung des Mittelwerts der audiovisuellen Lokalisation vorhergesagt werden. Hiermit wird auch während glatter Augenfolgebewegungen ein wichtiges Prinzip der multimodalen Integration beschrieben, das bisher schon für den audiovisuellen Fall während Fixation (Alais und Burr, 2004) und Sakkaden (Binda et al., 2007) bekannt war. Es gibt daher gute Gründe anzunehmen, dass auch für andere Augenbewegungen, wie Vergenzbewegungen oder während Nystagmen, ein ähnliches Prinzip gilt. Da diese Fragen ungeklärt sind, bieten sich hier Ansätze für zukünftige Studien. Eine weitere ungeklärte Frage ist die Lokalisation bei räumlicher Inkongruenz des auditorischen und visuellen Reizes während glatter Augenfolgebewegungen. Es wäre interessant zu klären, ob die bimodale Integration auch bei räumlicher Inkongruenz zusätzlich zur modalitätsbedingten Inkongruenz nach der MPH erfolgt.

Während der Pendelbewegungen, die im Experiment A untersucht wurden, verändern sich ständig Parameter wie die Geschwindigkeit, Beschleunigung oder Richtung des SPEM-Ziels, die potentiell Einfluss auf die Lokalisation nehmen können. Mich interessierte im Experiment B explizit, wie sich die Beschleunigung des Auges auf die Lokalisation kurz präsentierter Reize auswirkt. Es zeigte sich dabei sowohl in der Population als auch auf Einzelversuchspersonenebene ein deutlicher Einfluss positiver Beschleunigung auf die Genauigkeit der Lokalisation. Im Gegensatz zur Lokalisation, während ein visuelles Ziel abbremst (negative Beschleunigung) oder seine Geschwindigkeit konstant hält, waren die Lokalisationsfehler während positiver Beschleunigung klar geringer und stellten so eine Verbesserung der Lokalisationsleistung dar. Die Beschleunigung des Auges während SPEM hat also einen unmittelbaren Einfluss auf Lokalisation. Dieses Ergebnis ist zum einen für das Design zukünftiger Lokalisationsstudien während SPEM relevant, zum anderen stellt sich die grundsätzliche Frage, warum positive Beschleunigung den Lokalisationsfehler verringerte.

Bisherige Studien zur Kodierung von Beschleunigung in einem SPEM-relevanten Geschwindigkeitsbereich fokussierten sich auf das Areal MT. Dieses Areal wird u. a. mit der Kodierung

von Geschwindigkeit in Verbindung gebracht. Lisberger und Movshon (1999) und Price et al. (2005) haben gezeigt, dass sich positive Beschleunigung, aber nicht negative Beschleunigung aus den Populationsantworten mehrerer Zellen des Areal MT dekodieren ließen. Von einer verbesserten Kodierung der Augenbeschleunigung kann auch die Raumkodierung profitieren - und damit die Fähigkeit zur Lokalisation. Die Autoren um Schlack et al. (2007) konnten zeigen, dass über Adaptationsmechanismen sich auch negative Beschleunigung im Areal MT kodieren lässt. Aufgrund des experimentellen Designs dieser Studien sind die Ergebnisse allerdings nicht direkt vergleichbar. Die Ergebnisse von Lisberger und Movshon (1999) und Price et al. (2005) stehen in Übereinstimmung mit der Hypothese, dass eine verbesserte Kodierung der Beschleunigung eine Verbesserung der Lokalisation hervorrufen kann. Um diese Hypothese zu klären, wäre ein Ansatz für zukünftige Studien, Verhaltensstudien zur Lokalisation mit gleichzeitigen physiologischen Ableitungen im Areal MT zu kombinieren.

In der dritten Studie dieser Dissertation habe ich mit physiologischen Methoden die neuronale Kodierung von Einzelzellen im Areal V4 des Rhesusaffen während glatter Augenfolgebewegungen und Fixation verglichen. Mich interessierten dabei zwei Fragestellungen. (i) Existiert ein neuronales Korrelat für eine gesteigerte Sensitivität für chromatische Stimuli, die während glatter Augenfolgebewegungen mit psychophysikalischen Methoden von Schütz et al. (2008) und Schütz et al. (2009) beschrieben wurden? Eine klare Mehrheit der Zellen zeigte eine erhöhte Detektierbarkeit (Gleichung 2.18) während glatter Augenfolgebewegungen im Vergleich mit der Fixation. Dieses Ergebnis ist in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Schütz et al. (2008) und zeigt erstmals ein potentiell neuronales Korrelat für die psychophysikalischen Befunde. Ein potentieller nächster Schritt in der Untersuchung dieses Phänomens könnte die Kombination aus Verhaltensexperimenten mit Rhesusaffen in Kombination mit Ableitungen im Areal V4 darstellen. Falls man die verhaltensexperimentellen Ergebnisse mit den Tieren reproduzieren könnte, wäre dies ein starker Hinweis darauf, dass der Mechanismus, der von Schütz et al. (2008) beschrieben wurde auch im menschlichen visuellen System in ähnlicher Form existiert.

(ii) Die zweite hier untersuchte Fragestellung beschäftigte sich mit der Raumkodierung während glatter Augenfolgebewegungen. Dazu wurde die Lage der rezeptiven Felder während glatter Augenfolgebewegungen und Fixation mittels einer Random-Noise-Stimulation untersucht. Es zeigte sich dabei, dass die rezeptiven Felder im Areal V4 in klar retinozentrischen Koordinaten kodiert wurden - unabhängig davon, ob die Augen in Bewegung waren (SPEM) oder nicht (Fixation). Dies ist ein wichtiger Befund, weil unklar war, ob die rezeptiven Felder während glatter Augenfolgebewegungen eine Dynamik aufwiesen. Ein vergleichbares Ergebnis wurde von Hartmann et al. (2011) im Areal MT gezeigt. Die Ergebnisse von Hartmann et al. (2011) im dorsalen Pfad und unsere im ventralen Pfad aufgenommenen Daten geben Hinweise darauf, dass die Fehlwahrnehmungen, die in Lokalisationsexperimenten wie den Experimenten A und B oder der Studie von van Beers et al. (2001) nachgewiesen wurden, nicht auf eine Verschiebung der Lage der rezeptiven Felder zurückgehen, sondern andere Ursachen haben.

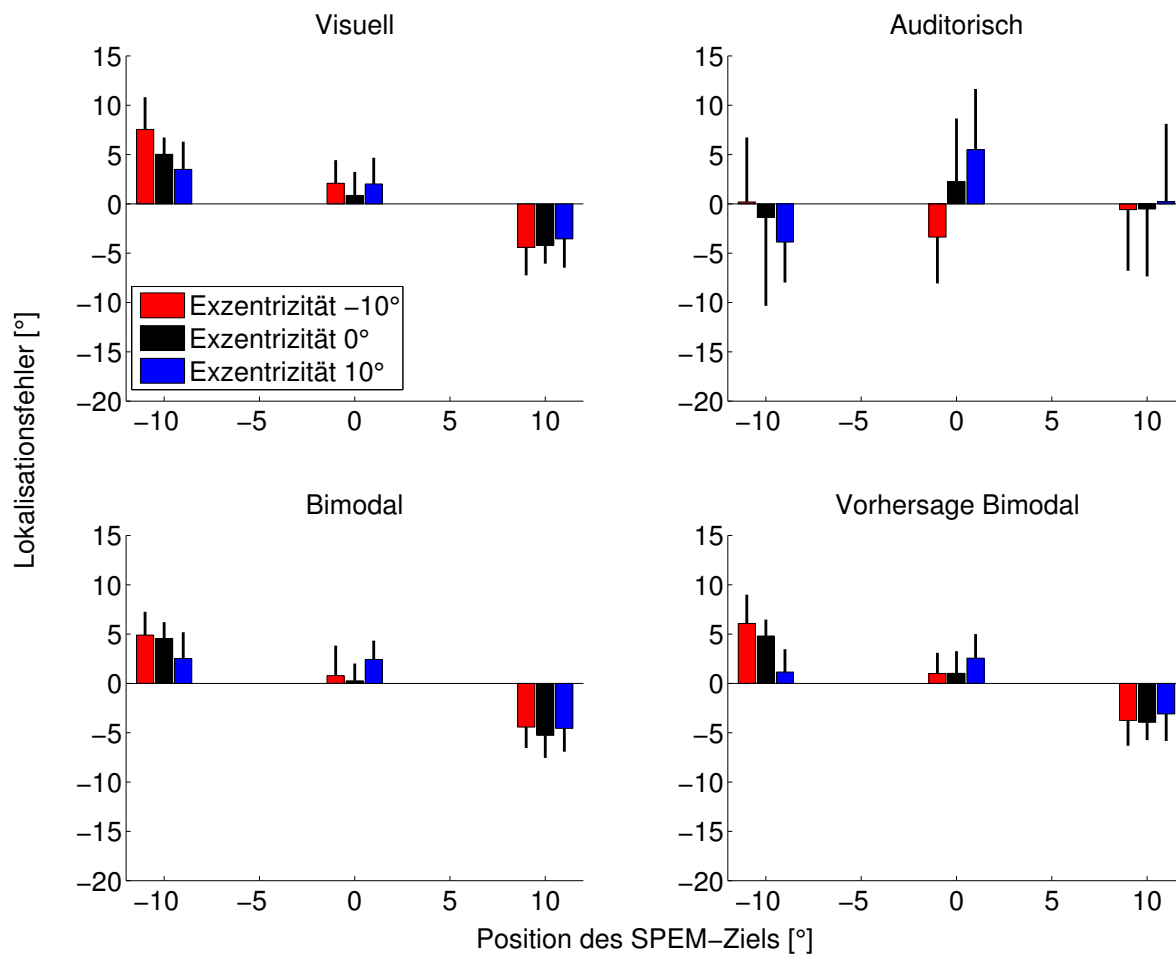
Die Frage des neuronalen Ursprungs der in Verhaltensexperimenten gezeigten Fehlwahrnehmungen lässt sich nicht leicht beantworten. Für Sakkaden wurde von Morris et al. (2012) gezeigt, dass Fehlwahrnehmungen auf einer fehlerhaften neuronalen Repräsentation der Augenposition basieren könnten. Für glatte Augenfolgebewegungen wurde von Brenner et al.

(2001) ein Mechanismus vorgeschlagen, der auf den unterschiedlichen Latenzen zwischen dem Augenpositionssignal und der visuellen Input basiert. Aufgrund der räumlichen Inhomogenität der Fehllokalisationen (van Beers et al., 2001) kann diese Hypothese aber nicht alle Lokalisationseffekte während glatter Augenfolgebewegungen erklären. Um ein neuronales Modell zu entwickeln, welches die Lokalisation während glatter Augenfolgebewegungen vollständig erklärt, muss mindestens ein weiterer Prozess beteiligt sein. Meiner Meinung nach bietet die Kodierung von Aufmerksamkeit einen vielversprechenden Ansatz für ein solches Modell. Es konnte belegt werden, dass die Position von Objekten relativ zur räumlichen Aufmerksamkeit kodiert wird (Connor et al., 1996). Weiter ist bekannt, dass während glatter Augenfolgebewegungen die Aufmerksamkeit inhomogen über den Raum verteilt ist (Lovejoy et al., 2009; Seya und Mori, 2012). Ein vielversprechender Ansatz, diese Hypothese zu überprüfen, wäre es, den Einfluss der Aufmerksamkeit auf die Lokalisation während glatter Augenfolgebewegungen zu testen.

In dieser Dissertation habe ich untersucht, wie die Wahrnehmung während glatter Augenfolgebewegungen durch äußere Einflüsse verändert wird. Ich konnte zeigen, wie die Lokalisation von kurz präsentierten Stimuli durch die Augenbeschleunigung oder durch die Präsentation von zeitgleichen audiovisuellen Reizen moduliert wird. Im Areal V4 des Rhesusaffen habe ich den Einfluss glatter Augenfolgebewegungen auf die Lage der rezeptiven Felder und die Kodierung chromatischer Stimuli untersucht. Ich konnte dabei erfolgreich zeigen, dass glatte Augenfolgebewegungen die neuronalen Antworten auf chromatische Stimuli erhöhen. Die räumliche Lage der rezeptiven Felder im Areal V4 wurde durch die glatten Augenfolgebewegung nicht beeinflusst.

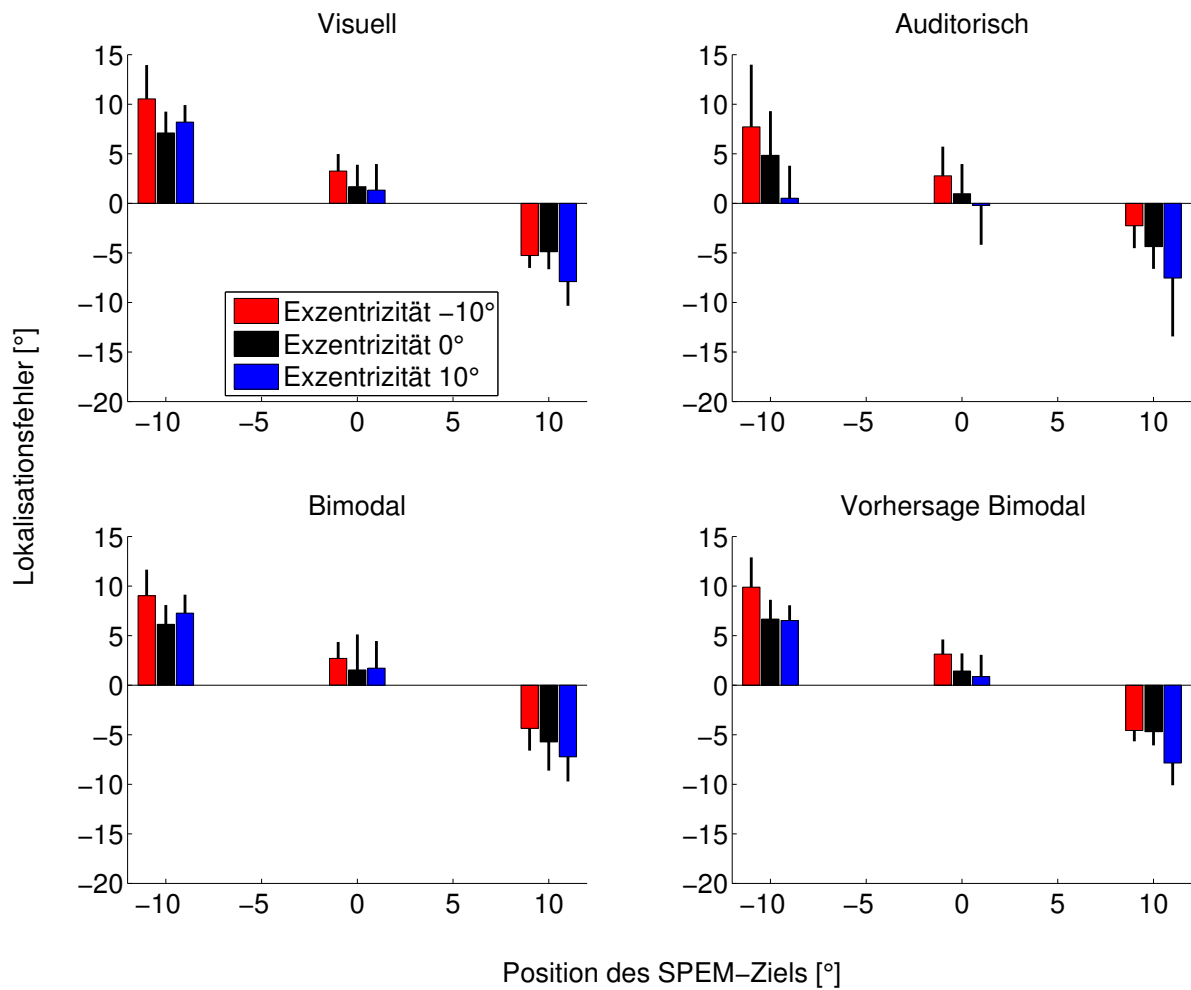


# Anhang

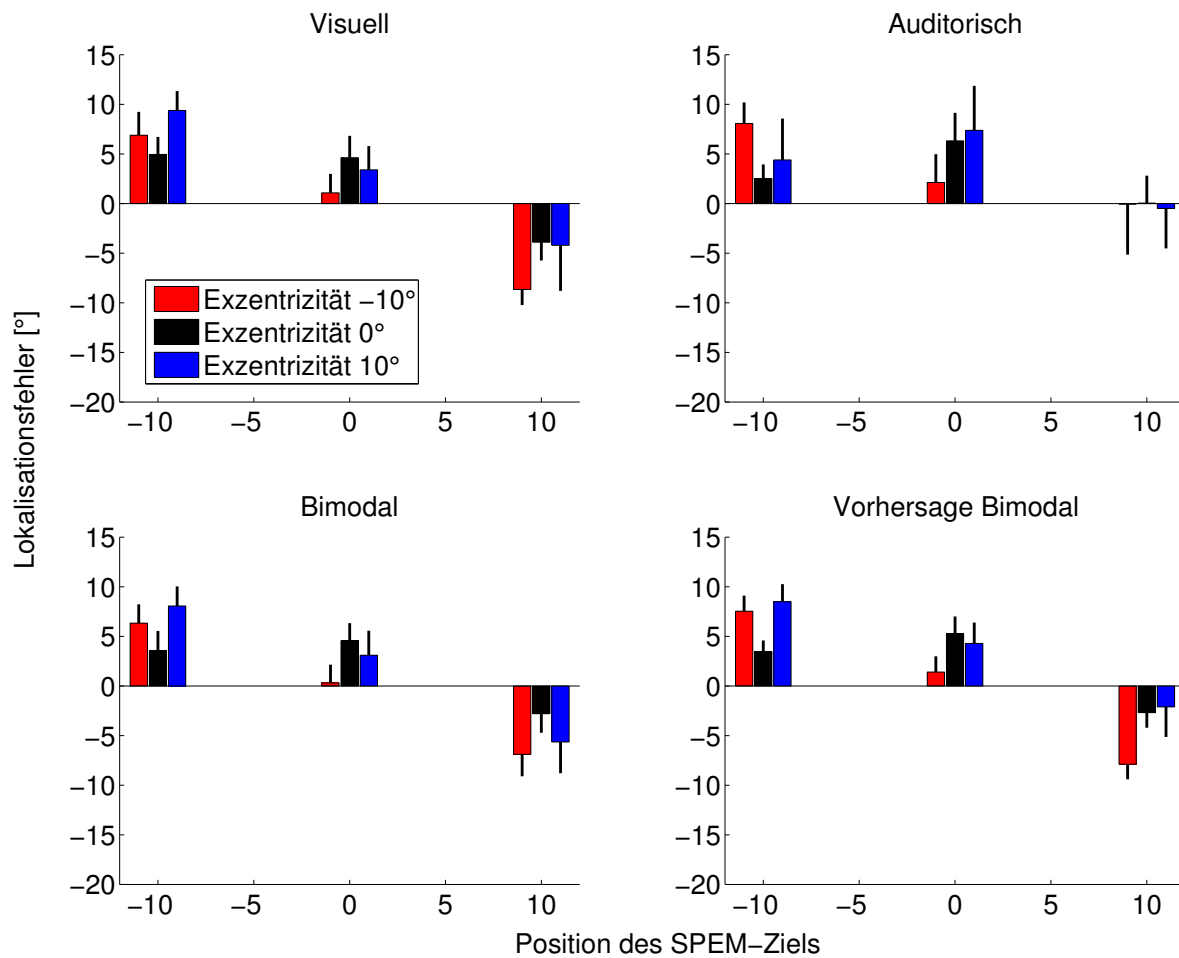


**Abbildung 5.1:** Zu sehen sind die mittleren Lokalisationsfehler für alle Bedingungen während glatter Augenfolgebewegungen. Die Abbildung zeigt die Daten von Proband 201. Die Vorhersagen für die bimodale Antwort wurden nach den Gleichungen 1.1 und 1.2 berechnet. Die Fehlerbalken geben 95%-Konfidenzintervalle an.

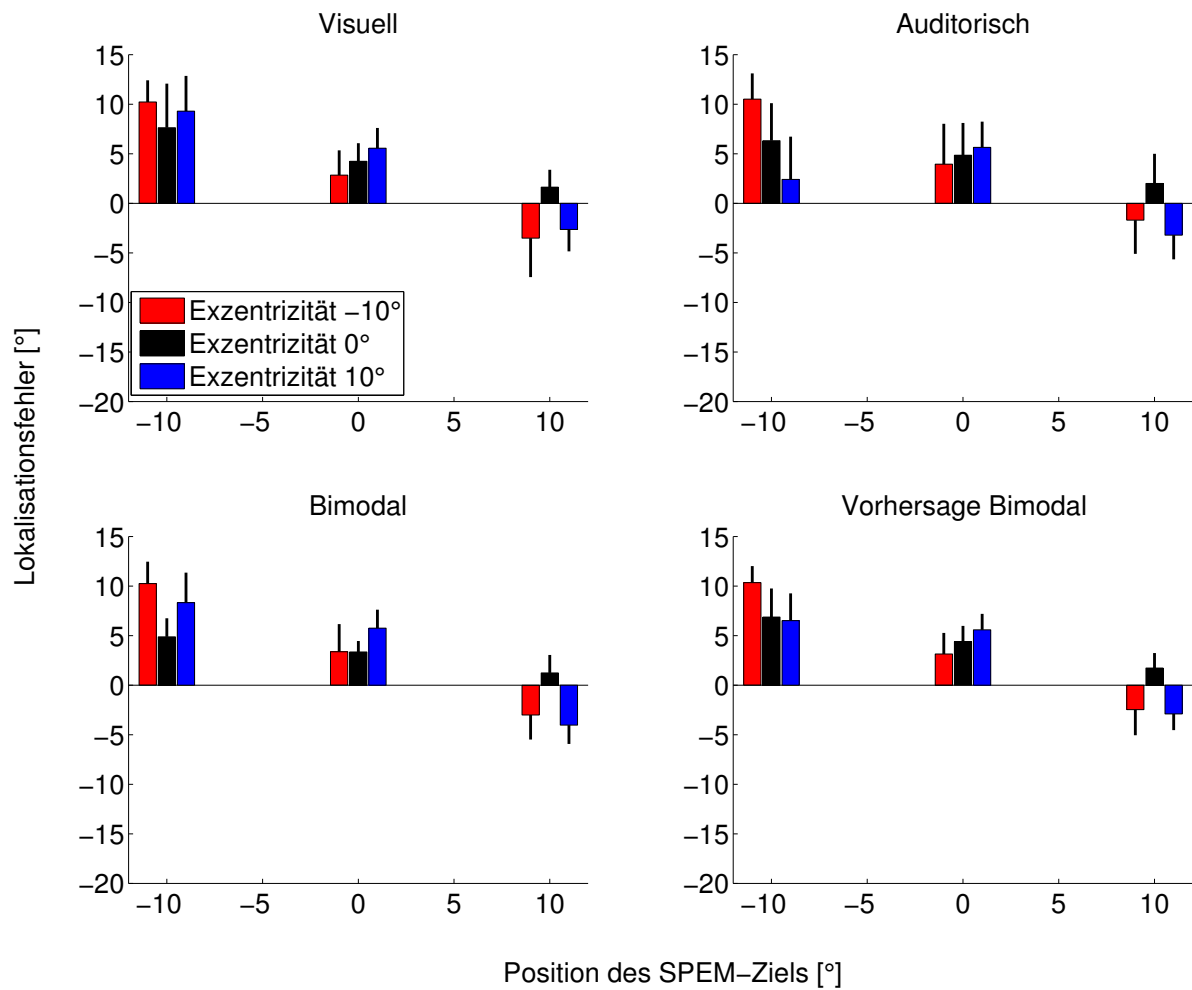
Proband 203 produzierte zu wenig Daten und wurde aus der Analyse genommen (vgl. Kapitel 2.1).



**Abbildung 5.2:** Zu sehen sind die mittleren Lokalisationsfehler für alle Bedingungen während glatter Augenfolgebewegungen. Die Abbildung zeigt die Daten von Proband 204. Die Vorhersagen für die bimodale Antwort wurden nach den Gleichungen 1.1 und 1.2 berechnet. Die Fehlerbalken geben 95%-Konfidenzintervalle an.



**Abbildung 5.3:** Zu sehen sind die mittleren Lokalisationsfehler für alle Bedingungen während glatter Augenfolgebewegungen. Die Abbildung zeigt die Daten von Proband 205. Die Vorhersagen für die bimodale Antwort wurden nach den Gleichungen 1.1 und 1.2 berechnet. Die Fehlerbalken geben 95%-Konfidenzintervalle an.



**Abbildung 5.4:** Zu sehen sind die mittleren Lokalisationsfehler für alle Bedingungen während glatter Augenfolgebewegungen. Die Abbildung zeigt die Daten von Proband 206. Die Vorhersagen für die bimodale Antwort wurden nach den Gleichungen 1.1 und 1.2 berechnet. Die Fehlerbalken geben 95%-Konfidenzintervalle an.

# Abbildungsverzeichnis

1.1	Absorbtionsspektren der Zapfen . . . . .	4
1.2	Schematische Darstellung der drei Gegenfarbkanäle der retinalen Ganglienzellen	5
1.3	Vereinfachte Darstellung des dorsalen und ventralen Pfades . . . . .	6
1.4	Die wichtigsten Areale bei der Kodierung und Generierung glatter Augenfolgebewegungen . . . . .	8
1.5	Illustration der für die horizontale auditorische Lokalisation wichtigen Signale	9
1.6	Illustration des Maximum-Likelihood-Schätzers nach den Gleichungen 1.2 und 1.3 . . . . .	12
2.1	Skizze eines der Lautsprecher mit Laserpointer. . . . .	20
2.2	Schematische Ansicht des Pendels. . . . .	20
2.3	Schema des Linealstimulus. . . . .	22
2.4	Sakkadendetektor . . . . .	23
2.5	Ausreißerkorrektur illustriert anhand Q-Q-Plots. . . . .	24
2.6	Schema des Paradigma eines Versuchsdurchgangs im Experiment B. . . . .	26
2.7	Trajektorien in den verschiedenen beschleunigten Bedingungen (1/2). . . . .	27
2.8	Trajektorien in den verschiedenen beschleunigten Bedingungen (2/2). . . . .	28
2.9	Analyse der Augenbeschleunigungsdaten. . . . .	31
2.10	Illustration des Paradigmas im Experiment C. . . . .	34
2.11	Exemplarische Analyse eines Spiketrams. . . . .	35
2.12	Vergleich der neuronalen Analyse zwischen der Feuerrate und z-Werten. Zelle 14.12.2010E1T3 . . . . .	36
2.13	Exemplarische bestimmtes rezeptives Feld. . . . .	38
2.14	Beispiel für die Bestimmung der chromatischen Diskriminierbarkeit $\Delta\lambda$ und der Detektierbarkeit D. . . . .	39
3.1	Vergleich der Streuungen der Messdaten für unterschiedliche Sinnesmodalitäten während glatter Augenfolgebewegungen. . . . .	42
3.2	Vergleich der Streuungen für unterschiedliche Sinnesmodalitäten während Fixation. . . . .	43
3.3	Mittlere Lokalisationsfehler für alle Bedingungen während glatter Augenfolgebewegungen aller Probanden im Experiment A. . . . .	44
3.4	Mittlere Lokalisationsfehler für alle Bedingungen während glatter Augenfolgebewegungen von Proband 202 im Experiment A. . . . .	45
3.5	Die Fehllokalisation aus den uni- und bimodalen Antworten als Funktion der Schätzung der Fehllokalisation. . . . .	46

3.6	Lokalisationsfehler während Fixation einer exemplarischen Versuchsperson (205).	47
3.7	Einfluss der Augenbeschleunigung auf die Fehllokalisierung aller Probanden.	49
3.8	Einfluss der Augenbeschleunigung auf die Fehllokalisierung der Probanden 01-04.	50
3.9	Einfluss der Augenbeschleunigung auf die Fehllokalisierung der Probanden 05-08.	51
3.10	Einfluss der Augenbeschleunigung auf die Fehllokalisierung in den Bouncing-Bedingungen	52
3.11	Die durchschnittlichen Gains von allen acht Versuchspersonen in den einzelnen Beschleunigungsbedingungen. Blaue Kreise repräsentieren den Gain vor der Reizpräsentation. Die Gains wurden nach der Gleichung 2.5 berechnet.	53
3.12	Vergleich der Augenbeschleunigung mit der Stimulusbeschleunigung in allen Bedingungen. Es sind die Daten aller Probanden zu sehen. Die Fehlerbalken geben die Standardabweichung der Daten an. Die graue Linie gibt die Beschleunigung des Stimulus wieder.	54
3.13	Lokalisation in Abhängigkeit der Exzentrizität von zwei exemplarischen Probanden	55
3.14	Lokalisation in Abhängigkeit der Exzentrizität eines Probanden (a) und die Daten aller Probanden (b).	55
3.15	Lokalisation während Fixation in Abhängigkeit der Exzentrizität von zwei exemplarischen Probanden	56
3.16	Lokalisation während Fixation in Abhängigkeit der Exzentrizität eines Probanden (a) und die Daten aller Probanden (b).	57
3.17	Vergleich der Lokalisation während der "Bouncing-Bedingung" für zwei exemplarische Versuchspersonen.	57
3.18	Vergleich der Lokalisation während der "Bouncing-Bedingung" für die VP02 und dem Gesamtergebnis aller Probanden.	58
3.19	Einfluss der Augengeschwindigkeit auf die Fehllokalisierung aller Probanden.	59
3.20	Einfluss der Augengeschwindigkeit auf die Fehlwahrnehmung in den "Bouncing-Bedingungen".	60
3.21	Beispiele für unterschiedliche neuronale Antworten. Zu sehen sind der Reihenfolge nach folgende Zellen 14.12.2010E1T3, 19.11.2010E3T3, 13.12.2011E3T2, 03.12.2010E5T1, 14.12.2011E1T3	64
3.22	Illustration der Analyse der neuronalen Antworten am Beispiel der Zelle vom 13.12.2011 E3T2.	65
3.23	Lage des Massenmittelpunkts der RFs im Raum.	66
3.24	Vergleich der Latenz der neuronalen Antwort.	66
3.25	Vergleich der Fläche der neuronalen Antwort.	67
3.26	Vergleich der Breite der Breite der neuronalen Antwort.	67
3.27	Vergleich der neuronalen Antworten einer Beispielzelle auf chromatische Stimuli zwischen SPEM und Fixation. Es gelten die gleichen Konventionen wie in Abbildung 3.21.	70

3.28	Neuronale Antworten auf Stimuli mit unterschiedlicher Spektralzusammensetzung. Die drei Zellen sind der Reihenfolge nach 14.12.2010E1T3, 16.12.2011E2T3, 21.12.2011E4T3 . . . . .	71
3.29	Bestimmung der Diskriminierbarkeit $\Delta z$ bei einer Beispielzelle vom 21.12.2011E3T3A. . . . .	72
3.30	Vergleich zwischen spektralen Diskriminierbarkeit $\Delta z$ und der Detektierbarkeit $D$ während SPEM und Fixation. . . . .	72
5.1	Mittlere Lokalisationsfehler für alle Bedingungen während glatter Augenfolgebewegungen von Proband 201 im Experiment A. . . . .	91
5.2	Mittlere Lokalisationsfehler für alle Bedingungen während glatter Augenfolgebewegungen von Proband 204 im Experiment A. . . . .	92
5.3	Mittlere Lokalisationsfehler für alle Bedingungen während glatter Augenfolgebewegungen von Proband 205 im Experiment A. . . . .	93
5.4	Mittlere Lokalisationsfehler für alle Bedingungen während glatter Augenfolgebewegungen von Proband 206 im Experiment A. . . . .	94





# Literaturverzeichnis

- Alais, D. und Burr, D. (2004). The ventriloquist effect results from near-optimal bimodal integration. *Curr Biol*, 14(3):257–262.
- Avillac, M., Denève, S., Olivier, E., Pouget, A., und Duhamel, J.-R. (2005). Reference frames for representing visual and tactile locations in parietal cortex. *Nat Neurosci*, 8(7):941–9.
- Battaglia, P. W., Jacobs, R. A., und Aslin, R. N. (2003). Bayesian integration of visual and auditory signals for spatial localization. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis*, 20(7):1391–1397.
- Benardete, E. A. und Kaplan, E. (1999). The dynamics of primate m retinal ganglion cells. *Vis Neurosci*, 16(2):355–368.
- Bennett, S. J., Orban de Xivry, J.-J., Barnes, G. R., und Lefèvre, P. (2007). Target acceleration can be extracted and represented within the predictive drive to ocular pursuit. *J Neurophysiol*, 98(3):1405–1414.
- Binda, P., Bruno, A., Burr, D. C., und Morrone, M. C. (2007). Fusion of visual and auditory stimuli during saccades: a bayesian explanation for perisaccadic distortions. *J Neurosci*, 27(32):8525–32.
- Blanke, M., Harsch, L., Knöll, J., und Bremmer, F. (2010). Spatial perception during pursuit initiation. *Vision Res*, 50(24):2714–2720.
- Blauert, J. und Allen, J. (1996). *Spatial Hearing: The Psychophysics of Human Sound Localization*. MIT Press.
- Bremmer, F. (2000). Eye position effects in macaque area v4. *Neuroreport*, 11(6):1277–1283.
- Bremmer, F., Distler, C., und Hoffmann, K. P. (1997a). Eye position effects in monkey cortex. ii. pursuit- and fixation-related activity in posterior parietal areas lip and 7a. *J Neurophysiol*, 77(2):962–977.
- Bremmer, F., Duhamel, J.-R., Ben Hamed, S., und Graf, W. (2002). Heading encoding in the macaque ventral intraparietal area (vip). *Eur J Neurosci*, 16(8):1554–1568.
- Bremmer, F., Duhamel, J.-R., Ben Hamed, S., und W., G. (1997b). The representation of movement in near extra-personal space in the macaque ventral intraparietal area (vip). *Parietal Lobe Contributions to Orientation in 3D Space, ed.? Thier P & Karnath H-O. Springer Verlag, Heidelberg.*, page 619630.

- Bremmer, F., Graf, W., Ben Hamed, S., und Duhamel, J. R. (1999). Eye position encoding in the macaque ventral intraparietal area (vip). *Neuroreport*, 10(4):873–878.
- Bremmer, F., Ilg, U. J., Thiele, A., Distler, C., und Hoffmann, K. P. (1997c). Eye position effects in monkey cortex. i. visual and pursuit-related activity in extrastriate areas mt and mst. *J Neurophysiol*, 77(2):944–961.
- Brenner, E., Smeets, J. B., und van den Berg, A. V. (2001). Smooth eye movements and spatial localisation. *Vision Res*, 41(17):2253–2259.
- Burr, D. und Alais, D. (2006). Combining visual and auditory information. *Prog Brain Res*, 155:243–258.
- Burr, D., Banks, M. S., und Morrone, M. C. (2009). Auditory dominance over vision in the perception of interval duration. *Exp Brain Res*, 198(1):49–57.
- Burr, D., Morrone, M., und Ross, J. (1994). Selective suppression of the magnocellular visual pathway during saccadic eye movements. *Nature*, 371(6497):511–3.
- Bushnell, B. N., Harding, P. J., Kosai, Y., Bair, W., und Pasupathy, A. (2011). Equiluminance cells in visual cortical area v4. *J Neurosci*, 31(35):12398–12412.
- Caclin, A., Soto-Faraco, S., Kingstone, A., und Spence, C. (2002). Tactile capture of audition. *Percept Psychophys*, 64(4):616–630.
- Carpenter, R. H. S. (1988). *Movements of the Eyes*. Pion Ltd.
- CGPM (1983). Definition of light in vacuum.
- Clark, J. J. und Yuille, A. L. (1990). *Data Fusion for Sensory Information Processing Systems*. Springer US.
- Colby, C. L., Duhamel, J. R., und Goldberg, M. E. (1993). Ventral intraparietal area of the macaque: anatomic location and visual response properties. *J Neurophysiol*, 69(3):902–914.
- Connor, C. E., Gallant, J. L., Preddie, D. C., und Van Essen, D. C. (1996). Responses in area v4 depend on the spatial relationship between stimulus and attention. *J Neurophysiol*, 75(3):1306–1308.
- Dacey, D. M. und Petersen, M. R. (1992). Dendritic field size and morphology of midget and parasol ganglion cells of the human retina. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 89 (20):9666–70.
- Deneve, S., Latham, P., und Pouget, A. (2001). Efficient computation and cue integration with noisy population codes. *Nat Neurosci*, 4(8):826–31.
- Derrington, A. M., Krauskopf, J., und Lennie, P. (1984). Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque. *J Physiol*, 357:241–265.

- Dürsteler, M. und Wurtz, R. (1988). Pursuit and optokinetic deficits following chemical lesions of cortical areas mt and mst. *J Neurophysiol*, 60(3):940–65.
- Duhamel, J. R., Bremmer, F., BenHamed, S., und Graf, W. (1997). Spatial invariance of visual receptive fields in parietal cortex neurons. *Nature*, 389(6653):845–848.
- Duhamel, J.-R., Colby, C., und Goldberg, M. (1998). Ventral intraparietal area of the macaque: Congruent visual and somatic response properties. *Journal of Neurophysiology*, 79:126–136.
- Efron, B. (1979). Bootstrap methods: Another look at the jackknife. *The Annals of Statistics*, 7:1–26.
- Ernst, M. O. und Banks, M. S. (2002). Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature*, 415(6870):429–433.
- Felleman, D. J. und Van Essen, D. C. (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cereb Cortex*, 1(1):1–47.
- Freeman, T. C. A. (2007). Extra-retinal vision: firing at will. *Curr Biol*, 17(3):R99–101.
- Fukushima, K., Yamanobe, T., Shinmei, Y., und Fukushima, J. (2002). Predictive responses of periarculate pursuit neurons to visual target motion. *Exp Brain Res*, 145(1):104–120.
- Gallant, J. L., Connor, C. E., Rakshit, S., Lewis, J. W., und Van Essen, D. C. (1996). Neural responses to polar, hyperbolic, and cartesian gratings in area v4 of the macaque monkey. *J Neurophysiol*, 76(4):2718–2739.
- Gebhard, J. und Mowbray, G. (1959). On discriminating the rate of visual flicker and auditory flutter. *American Journal of Psychology*, 72:521–529.
- Gegenfurtner, K. R. und Kiper, D. C. (2003). Color vision. *Annu Rev Neurosci*, 26:181–206.
- Goodwin, G. und Sin, K. (1984). *Adaptive filtering and Prediction Control*. Prentice Hall.
- Gu, Y., Angelaki, D. E., und Deangelis, G. C. (2008). Neural correlates of multisensory cue integration in macaque mstd. *Nat Neurosci*, 11(10):1201–1210.
- Gu, Y., Deangelis, G. C., und Angelaki, D. E. (2012). Causal links between dorsal medial superior temporal area neurons and multisensory heading perception. *J Neurosci*, 32(7):2299–2313.
- Hartmann, T. S., Bremmer, F., Albright, T. D., und Krekelberg, B. (2011). Receptive field positions in area mt during slow eye movements. *J Neurosci*, 31(29):10437–10444.
- Hartung, J., Elpelt, B., und Klösener, K.-H. (2005). *Statistik - Lehr- und Handbuch der angewandten Statistik*. Oldenbourg Verlag.
- Helmholtz, H. (1852). Über die theorie der zusammengesetzten farben. *Annalen der Physik, Leipzig*, 887:45–66.

- Heywood, C. A., Gaffan, D., und Cowey, A. (1995). Cerebral achromatopsia in monkeys. *Eur J Neurosci*, 7(5):1064–1073.
- Honda, H. (1989). Perceptual localization of visual stimuli flashed during saccades. *Percept Psychophys*, 45(2):162–174.
- Honda, H. (1991). The time courses of visual mislocalization and of extraretinal eye position signals at the time of vertical saccades. *Vision Res*, 31(11):1915–21.
- Hubel, D. H. und Wiesel, T. N. (1959). Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex. *J Physiol*, 148:574–591.
- Ilg, U. J., Schumann, S., und Thier, P. (2004). Posterior parietal cortex neurons encode target motion in world-centered coordinates. *Neuron*, 43(1):145–51.
- Ilg, U. J. und Thier, P. (2003). Visual tracking neurons in primate area mst are activated by smooth-pursuit eye movements of an imaginary target. *J Neurophysiol*, 90(3):1489–1502.
- Ilg, U. J. und Thier, P. (2008). The neural basis of smooth pursuit eye movements in the rhesus monkey brain. *Brain Cogn*, 68(3):229–40.
- Jacobs, R. A. (1999). Optimal integration of texture and motion cues to depth. *Vision Res*, 39(21):3621–3629.
- Kalman, R. und Bucy, R. (1961). New results in linear filtering and prediction problems. *Journal of Basic Engineering*, 83:95–108.
- Kaminarz, A., Krekelberg, B., und Bremmer, F. (2007). Localization of visual targets during optokinetic eye movements. *Vision Res*, 47(6):869–878.
- Kandel, R., Schwartz, J., und Jessel, T. (2000). *Principles of Neural Science*. McGraw-Hill Professional.
- Kerzel, D., Aivar, M. P., Ziegler, N. E., und Brenner, E. (2006). Mislocalization of flashes during smooth pursuit hardly depends on the lighting conditions. *Vision Res*, 46(6-7):1145–1154.
- Kim, Y.-G., Badler, J. B., und Heinen, S. J. (2005). Trajectory interpretation by supplementary eye field neurons during ocular baseball. *J Neurophysiol*, 94(2):1385–1391.
- Klingenhoefer, S. (2012). *Perceptual stability during saccadic eye movements*. PhD thesis, Philipps Universität Marburg.
- Königs, K. und Bremmer, F. (2010). Localization of visual and auditory stimuli during smooth pursuit eye movements. *J Vis*, 10(8):8.
- Knöll, J., Binda, P., Morrone, M. C., und Bremmer, F. (2011). Spatiotemporal profile of peri-saccadic contrast sensitivity. *J Vis*, 11(14).

- Krauskopf, J., Williams, D. R., und Heeley, D. W. (1982). Cardinal directions of color space. *Vision Res*, 22(9):1123–1131.
- Krekelberg, B. et al. (2012). Sib toolbox.
- Kusunoki, M., Moutoussis, K., und Zeki, S. (2006). Effect of background colors on the tuning of color-selective cells in monkey area v4. *J Neurophysiol*, 95(5):3047–3059.
- Lewis, R. F., Zee, D. S., Hayman, M. R., und Tamargo, R. J. (2001). Oculomotor function in the rhesus monkey after deafferentation of the extraocular muscles. *Exp Brain Res*, 141(3):349–358.
- Lisberger, S. G. (1998). Postsaccadic enhancement of initiation of smooth pursuit eye movements in monkeys. *J Neurophysiol*, 79(4):1918–1930.
- Lisberger, S. G. (2010). Visual guidance of smooth-pursuit eye movements: sensation, action, and what happens in between. *Neuron*, 66(4):477–491.
- Lisberger, S. G. und Movshon, J. A. (1999). Visual motion analysis for pursuit eye movements in area mt of macaque monkeys. *J Neurosci*, 19(6):2224–2246.
- Livingstone, M. S. und Hubel, D. H. (1984). Anatomy and physiology of a color system in the primate visual cortex. *J Neurosci*, 4(1):309–356.
- Lovejoy, L. P., Fowler, G. A., und Krauzlis, R. J. (2009). Spatial allocation of attention during smooth pursuit eye movements. *Vision Res*, 49(10):1275–1285.
- Lynch, J. C., Mountcastle, V. B., Talbot, W. H., und Yin, T. C. (1977). Parietal lobe mechanisms for directed visual attention. *J Neurophysiol*, 40(2):362–389.
- Mateeff, S. und Gourevich, A. (1983). Peripheral vision and perceived visual direction. *Biol Cybern*, 49(2):111–118.
- Mateeff, S., Hohnsbein, J., und Noack, T. (1985). Dynamic visual capture: apparent auditory motion induced by a moving visual target. *Perception*, 14(6):721–727.
- Maxwell, J. (1855). Experiments on colour as perceived by the eye with remarks on colour-blindness. *Transactions of the Royal society of Edinburgh*, pages 274–299.
- Merigan, W. H., Byrne, C. E., und Maunsell, J. H. (1991a). Does primate motion perception depend on the magnocellular pathway? *J Neurosci*, 11(11):3422–3429.
- Merigan, W. H., Katz, L. M., und Maunsell, J. H. (1991b). The effects of parvocellular lateral geniculate lesions on the acuity and contrast sensitivity of macaque monkeys. *J Neurosci*, 11(4):994–1001.
- Mishkin, M. und Ungerleider, L. (1982). Contribution of striate inputs to the visuospatial functions of parieto-preoccipital cortex in monkeys. *Behavioural Brain Research*, 6 (1):57–77.

- Missal, M. und Heinen, S. J. (2004). Supplementary eye fields stimulation facilitates anticipatory pursuit. *J Neurophysiol*, 92(2):1257–1262.
- Mita, T., Hironaka, K., und Koike, I. (1950). The influence of retinal adaptation and location on the 'empfindungszeit'. *The Tohoku Journal of Experimental Medicine*, 52:397–405.
- Morris, A. P., Kubischik, M., Hoffmann, K.-P., Krekelberg, B., und Bremmer, F. (2012). Dynamics of eye-position signals in the dorsal visual system. *Curr Biol*, 22(3):173–179.
- Newton, I. (1704). *Opticks, or a treatise of the reflexions, refractions, inflexions and colours of light*. Printers to the royal society at the Princes Arms in St. Pauls's Church-yard.
- on Life Sciences, C., editor (1996). *Guide for the Care and Use of Laboratory Animals*. Institute of Laboratory Animal Resources, NATIONAL ACADEMY PRESS.
- Ono, S. und Mustari, M. J. (2006). Extraretinal signals in mstd neurons related to volitional smooth pursuit. *J Neurophysiol*, 96(5):2819–2825.
- Orban, G. A. (2008). Higher order visual processing in macaque extrastriate cortex. *Physiol Rev*, 88(1):59–89.
- Oruç, I., Maloney, L. T., und Landy, M. S. (2003). Weighted linear cue combination with possibly correlated error. *Vision Res*, 43(23):2451–2468.
- Perry, V. H. und Cowey, A. (1984). Retinal ganglion cells that project to the superior colliculus and pretectum in the macaque monkey. *Neuroscience*, 12(4):1125–1137.
- Pick, H., Warren, D., und Hay, J. (1969). Sensory conflict in judgements of spatial direction. *Percept Ps*, 6:203–205.
- Price, N. S. C., Ono, S., Mustari, M. J., und Ibbotson, M. R. (2005). Comparing acceleration and speed tuning in macaque mt: physiology and modeling. *J Neurophysiol*, 94(5):3451–3464.
- Raffi, M., Squatrito, S., und Maioli, M. G. (2007). Gaze and smooth pursuit signals interact in parietal area 7m of the behaving monkey. *Exp Brain Res*, 182(1):35–46.
- Rayleigh, L. (1907). On our perception of sound direction. *Philos Mag*, 13:214–232.
- Roe, A. W., Chelazzi, L., Connor, C. E., Conway, B. R., Fujita, I., Gallant, J. L., Lu, H., und Vanduffel, W. (2012). Toward a unified theory of visual area v4. *Neuron*, 74(1):12–29.
- Ross, J., Morrone, M., und Burr, D. (1997). Compression of visual space before saccades. *Nature*, 386(6625):598–601.
- Rotman, G., Brenner, E., und Smeets, J. B. J. (2004). Mislocalization of targets flashed during smooth pursuit depends on the change in gaze direction after the flash. *J Vis*, 4(7):564–574.
- Salinas, E. und Abbott, L. F. (1994). Vector reconstruction from firing rates. *J Comput Neurosci*, 1(1-2):89–107.

- Schein, S. und Desimone, R. (1990). Spectral properties of v4 neurons in the macaque. *J Neurosci*, 10(10):3369–89.
- Schiller, P. H., Logothetis, N. K., und Charles, E. R. (1990). Functions of the colour-opponent and broad-band channels of the visual system. *Nature*, 343(6253):68–70.
- Schlack, A., Hoffmann, K.-P., und Bremmer, F. (2003). Selectivity of macaque ventral intraparietal area (area vip) for smooth pursuit eye movements. *J Physiol*, 551(Pt 2):551–561.
- Schlack, A., Kregelberg, B., und Albright, T. D. (2007). Recent history of stimulus speeds affects the speed tuning of neurons in area mt. *J Neurosci*, 27(41):11009–11018.
- Schlack, A., Sterbing-D’Angelo, S. J., Hartung, K., Hoffmann, K.-P., und Bremmer, F. (2005). Multisensory space representations in the macaque ventral intraparietal area. *J Neurosci*, 25(18):4616–4625.
- Schmolesky, M. T., Wang, Y., Hanes, D. P., Thompson, K. G., Leutgeb, S., Schall, J. D., und Leventhal, A. G. (1998). Signal timing across the macaque visual system. *J Neurophysiol*, 79(6):3272–3278.
- Schoppik, D., Nagel, K. I., und Lisberger, S. G. (2008). Cortical mechanisms of smooth eye movements revealed by dynamic covariations of neural and behavioral responses. *Neuron*, 58(2):248–260.
- Schütz, A. C., Braun, D. I., und Gegenfurtner, K. R. (2009). Improved visual sensitivity during smooth pursuit eye movements: temporal and spatial characteristics. *Vis Neurosci*, 26(3):329–340.
- Schütz, A. C., Braun, D. I., Kerzel, D., und Gegenfurtner, K. R. (2008). Improved visual sensitivity during smooth pursuit eye movements. *Nat Neurosci*, 11(10):1211–1216.
- Seya, Y. und Mori, S. (2012). Spatial attention and reaction times during smooth pursuit eye movement. *Atten Percept Psychophys*, 74(3):493–509.
- Shams, L., Kamitani, Y., Thompson, S., und Shimojo, S. (2001). Sound alters visual evoked potentials in humans. *Neuroreport*, 12(17):3849–3852.
- Shapiro, S., Wilk, M., und Chen, M. (1968). A comparative study of various tests for normality. *Journal of the American Statistical Association*, 63:1343–1372.
- Sherrington, C. S. (1906). Observations on the scratch-reflex in the spinal dog. *Journal of Physiology*, 34:1–50.
- Sheth, B. R. und Shimojo, S. (2001). Compression of space in visual memory. *Vision Res*, 41(3):329–341.
- Shipley, T. (1964). Auditory flutter-driving of visual flicker. *Science*, 145:1328–1330.

- Smith, S. W. (1998). *The Scientist and Engineer's Guide to Digital Signal Processing*. California Technical Pub.
- Soechting, J. F. und Flanders, M. (1989). Sensorimotor representations for pointing to targets in three-dimensional space. *J Neurophysiol*, 62(2):582–594.
- Spitler, K. M. und Gothard, K. M. (2008). A removable silicone elastomer seal reduces granulation tissue growth and maintains the sterility of recording chambers for primate neurophysiology. *J Neurosci Methods*, 169(1):23–26.
- Stockman, A. und Sharpe, L. T. (2000). The spectral sensitivities of the middle- and long-wavelength-sensitive cones derived from measurements in observers of known genotype. *Vision Res*, 40(13):1711–1737.
- Stockman, A. und Sharpe, L. T. (2006). Into the twilight zone: the complexities of mesopic vision and luminous efficiency. *Ophthalmic Physiol Opt*, 26(3):225–239.
- Tanaka, M. und Lisberger, S. G. (2002). Role of arcuate frontal cortex of monkeys in smooth pursuit eye movements. ii. relation to vector averaging pursuit. *J Neurophysiol*, 87(6):2700–2714.
- Tolias, A., Moore, T., Smirnakis, S., Tehovnik, E., Siapas, A., und Schiller, P. (2001). Eye movements modulate visual receptive fields of v4 neurons. *Neuron*, 29(3):757–67.
- Tootell, R. B. und Hamilton, S. L. (1989). Functional anatomy of the second visual area (v2) in the macaque. *J Neurosci*, 9(8):2620–2644.
- van Beers, R. J., Wolpert, D. M., und Haggard, P. (2001). Sensorimotor integration compensates for visual localization errors during smooth pursuit eye movements. *J Neurophysiol*, 85(5):1914–1922.
- von Hopffgarten, A. und Bremmer, F. (2011). Self-motion reproduction can be affected by associated auditory cues. *Seeing Perceiving*, 24(3):203–222.
- Wachtler, T., Sejnowski, T. J., und Albright, T. D. (2003). Representation of color stimuli in awake macaque primary visual cortex. *Neuron*, 37(4):681–691.
- Wallace, M. T., Roberson, G. E., Hairston, W. D., Stein, B. E., Vaughan, J. W., und Schirillo, J. A. (2004). Unifying multisensory signals across time and space. *Exp Brain Res*, 158(2):252–258.
- Walsh, V., Carden, D., Butler, S. R., und Kulikowski, J. J. (1993). The effects of v4 lesions on the visual abilities of macaques: hue discrimination and colour constancy. *Behav Brain Res*, 53(1-2):51–62.
- Wang, X., Zhang, M., Cohen, I. S., und Goldberg, M. E. (2007). The proprioceptive representation of eye position in monkey primary somatosensory cortex. *Nat Neurosci*, 10(5):640–646.



- Warren, D. H., Welch, R. B., und McCarthy, T. J. (1981). The role of visual-auditory compellingness in the ventriloquism effect: implications for transitivity among the spatial senses. *Percept Psychophys*, 30(6):557–564.
- Watamaniuk, S. N. J. und Heinen, S. J. (2003). Perceptual and oculomotor evidence of limitations on processing accelerating motion. *J Vis*, 3(11):698–709.
- Welch, R. und Warren, D. (1986). *Handbook of Perception and Human Performance. Chapter - Intersensory interactions*. Wiley.
- Werkhoven, P., Snippe, H. P., und Toet, A. (1992). Visual processing of optic acceleration. *Vision Res*, 32(12):2313–2329.
- Woodworth, R. S. (1938). Experimental psychology. *New York: Holt, Rinehart, Winston*.
- Wyszecki, G. und Stiles, W. S. (1982). *Color Science: Concepts and Methods, Quantitative Data and Formulae*. Wiley-Interscience.
- Xu, Y., Wang, X., Peck, C., und Goldberg, M. E. (2011). The time course of the tonic oculomotor proprioceptive signal in area 3a of somatosensory cortex. *J Neurophysiol*, 106(1):71–77.
- Yarrow, K., Haggard, P., Heal, R., Brown, P., und Rothwell, J. C. (2001). Illusory perceptions of space and time preserve cross-saccadic perceptual continuity. *Nature*, 414(6861):302–305.
- Young, T. (1802). The bakerian lecture: on the theory of light and colours. *Phil. Trans. R. Soc. London*, 92:12–48.
- Zeki, S. (1983a). Colour coding in the cerebral cortex: the reaction of cells in monkey visual cortex to wavelengths and colours. *Neuroscience*, 9(4):741–765.
- Zeki, S. (1983b). The distribution of wavelength and orientation selective cells in different areas of monkey visual cortex. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 217(1209):449–470.
- Zeki, S. und Shipp, S. (1989). Modular connections between areas v2 and v4 of macaque monkey visual cortex. *Eur J Neurosci*, 1(5):494–506.
- Zeki, S. M. (1969). Representation of central visual fields in prestriate cortex of monkey. *Brain Res*, 14(2):271–291.

## Wissenschaftlicher Werdegang

- Dez. 2007 - Jun. 2013    Doktorand an der Philipps Universität Marburg  
AG Neurophysik (Prof. Dr. Frank Bremmer)
- Okt. 2006 - Nov. 2007    Philipps Universität Marburg, Kursphase einer beschleunigten  
Promotion (*Fast Track*)
- Apr. 2005 - Jun. 2006    Philipps Universität Marburg, *Bsc. in allgemeiner Physik*
- Okt. 2002 - Mär. 2005    Gesamthochschule Paderborn, *Studium der allgemeinen Physik*

# Danksagung

Ich möchte mich bei allen bedanken, die zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben.

Meinem Betreuer Professor Dr. Frank Bremmer danke ich für die gute Zusammenarbeit, die Unterstützung bei Problemen aller Art und die Möglichkeit in seinem Labor zu forschen.

Ich bedanke mich bei allen Teilnehmern an meinen Experimenten, insbesondere Berti, ohne die diese Arbeit nicht möglich gewesen wäre.

Steffen Klingenhöfer gebührt besonderer Dank für viele interessante und hilfreiche Diskussionen.

Bei Alexander Platzner bedanke ich mich für die technische Unterstützung, die diese Experimente erst möglich gemacht hat.

Ich bedanke mich bei Frau Thomas für die Unterstützung in allen Verwaltungsfragen.

Bei allen, die Teile meines Manuskripts Korrektur gelesen haben: Steffen Klingenhöfer, Marnix Naber, Michael Remer, Dieter F. Kutz, Jonas Knöll und André Kaminiaz.

Für orthographische und grammatikalische Korrekturen danke ich meinem Lektor Gerrit Köhler.

Ganz besonderen Dank gilt meiner Familie, meinen Freunden und Stephan Müller.

Diese Arbeit wurde unterstützt durch das Graduiertenkolleg DFG-GRK-885-NeuroAct.